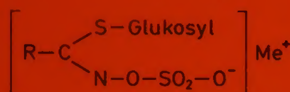
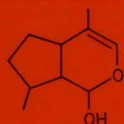
D. Frohne · U. Jensen

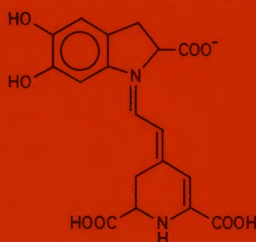
3. Auflage

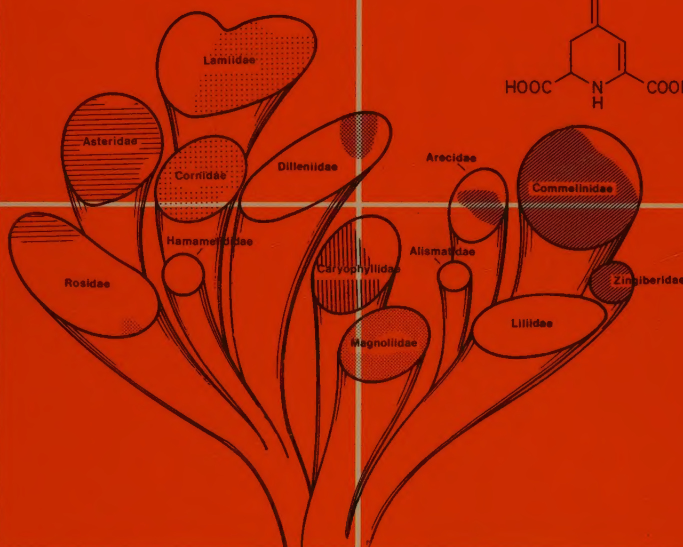
Systematik des Pflanzenreichs

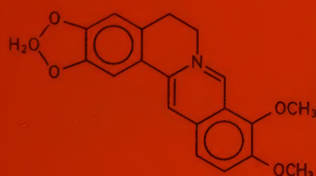
unter besonderer Berücksichtigung chemischer Merkmale und pflanzlicher Drogen













Gustav Fischer Verlag
Stuttgart · New York

Donat Agosti
III. 87
Zürich

D. Frohne · U. Jensen

Systematik des Pflanzenreichs

Systematik des Pflanzenreichs

unter besonderer Berücksichtigung chemischer Merkmale und pflanzlicher Drogen

Von

D. Frohne und U. Jensen

3., neubearbeitete und erweiterte Auflage

148 Abbildungen, 29 Baupläne und 268 Formelbilder



Gustav Fischer Verlag · Stuttgart · New York · 1985

Anschrift der Verfasser:

Professor Dr. Dietrich Frohne
Institut für Pharmazeutische Biologie der Universität Kiel
Grasweg 9
2300 Kiel

Professor Dr. Uwe Jensen
Lehrstuhl für Pflanzenökologie und Systematik
Universität Bayreuth
Postfach 3008
8580 Bayreuth

CIP-Kurztitelaufnahme der Deutschen Bibliothek

Frohne, Dietrich:
Systematik des Pflanzenreichs : unter bes.
Berücks. chem. Merkmale u. pflanzl. Drogen /
von D. Frohne u. U. Jensen. – 3., neubearb. u.
erw. Aufl. – Stuttgart ; New York : Fischer, 1985.
ISBN 3-437-30473-9
NE: Jensen, Uwe:

Wollgrasweg 49, D-7000 Stuttgart 70 (Hohenheim)

Gesamtherstellung: Friedrich Pustet, Regensburg
Printed in Germany

ISBN 3-437-30473-9

Inhalt

Abkürzungen und Symbole

A	Androeceum
agg.	(nach Artbezeichnung) Aggregat, bestehend aus nahverwandten und sehr ähnlichen Arten, sog. Kleinarten
Bl	Blatt
Blü	Blüte
C	Krone (Corolla)
G	Gynoeceum
K	Kelch
P	Perianth
Pfl	Pflanze
ppm	parts per million
p. p.	pro parte = zum Teil
s. l.	sensu lato = im weiteren Sinne
s. str.	sensu stricto = im engeren Sinne
♂ ♀	männlich, weiblich
±	mehr oder weniger
∞	sehr viele, meist >20

Erläuterungen zu den Bauplan-Zeichnungen

Für die wichtigeren Ordnungen der Angiospermen sind schematische Bauplan-Zeichnungen entworfen worden, an denen sich die auffälligsten Kennzeichen ablesen lassen. Der besonders interessierende Bereich der Blütenregion ist «entstaucht» dargestellt, jedes Blatt bzw. jeder Blattwirtel in die Papierebene geklappt. So sind übersichtlich ablesbar u. a.:

Überwiegendes Vorkommen von baumförmigen Vertretern («Stubben» mit Kambiumring)
Vorkommen von bikollateralen Leitbündeln (Pa = äußeres Phloem, Pi = inneres Phloem)
Gegenständige, wechselständige bzw. zusammengesetzte Blätter
Regelmäßiges (überwiegendes) Vorkommen von Nebenblättern
Zahl und mögliche Verwachsung von Kelch- und Kronblättern
Mögliche Verwachsungen zwischen Petalen und Androeceum bzw. von Staubblättern untereinander
Zahl und Stellung (evtl. obdiplostemon) der Staubblätter
Bau der Fruchtknoten (z. T. im Schnitt)
Stellung und Zahl der Samenanlagen (schwarz)
Bitegmische (2 Linien) oder unitegmische (1 Linie), crassinucellate (dick) oder tenuinucellate (schmal) Samenanlagen
Stellung des Fruchtknotens (epigyne Blüte mit schwarzer Achse)
Diskusbildungen, ätherisch-Öldrüsen, Stärkekörner, Oxalatkristalle
Wichtigste chemische Merkmale (im Etikett)

Einige Inkonsequenzen in der Darstellung mußten wir gegenüber der angestrebten Anschaulichkeit dabei in Kauf nehmen. Es braucht nicht betont zu werden, daß es immer gewagt ist, eine immense Formenmannigfaltigkeit wie die einer so großen und in sich stark strukturierten Gruppe (Ordnung) auf einen einheitlichen Typ zurückzuführen. Die schwierige Entscheidung, ob das Gewicht mehr auf die Merkmale einer mutmaßlich ursprünglicheren («Ausgangs»-)Sippe (Familie) oder eher auf die einer mit größerer Artenzahl vertretenen Sippe (Familie) zu legen sei, war also in jedem Einzelfalle zu treffen.

Der ausführliche Begleittext ist zur zusätzlichen und erläuternden Information gedacht.

Vorwort zur dritten Auflage

Bei grundsätzlicher Beibehaltung unseres Konzepts sind in der vorliegenden Auflage gewisse Verschiebungen zu bemerken: Wir haben den chemischen Charakteristika noch mehr Gewicht zugemessen als bisher; dies gilt sowohl für ihren Wert als systematische «Marker» als auch für ihre Bedeutung als Inhaltsstoffe therapeutisch interessanter Arzneidrogen. Damit haben wir derjenigen Komponente verstärkte Aufmerksamkeit gewidmet, die nach häufig geäußerter Meinung den besonderen Charakter unseres Buches ausmacht. Dies hat sich auch bei der systematischen Gliederung insbesondere der Angiospermen ausgewirkt, die weiterhin den Hauptteil des Buches in Anspruch nehmen. So haben wir z. B., ausgehend von den Corniflorae im DAHLGREN'schen System in einer eigenen Unterklasse Cornidae (und den sich daran anschließenden Lamiidae) diejenigen Sippen aufgenommen, die sich durch das Vorkommen iridoider Verbindungen auszeichnen.

Weggefallen ist das für den Anfänger gedachte, aber insgesamt nicht befriedigende Glossar botanischer Begriffe. Auch auf die Kennzeichnung wichtiger Familien durch Randsymbole haben wir verzichtet, was uns umso leichter fiel, als die Zahl der im GK 1* für den Pharmazeuten als bedeutsam benannten Familien weiter geschrumpft ist. An Stelle der «Systematischen Zusammenstellung der wichtigeren Arznei-, Gewürz- und Nutzpflanzen» finden sich diese Hinweise nunmehr jeweils am Ende entsprechender Kapitel (in der Regel: Ordnungen). Auch sie sind ausführlicher gehalten.

Zwangsläufig ist also aus einer Einführung für den (vor allem pharmazeutischen) Studienanfänger ein Buch geworden, das sich an solche Leser wendet, die bereits gewisse Grundkenntnisse besitzen und besonderes Interesse an chemosystematischen Aspekten einer Gliederung des Pflanzenreichs oder an Informationen über das Vorkommen und die Verbreitung therapeutisch wichtiger Pflanzenstoffe haben. Dementsprechend haben wir auch die Hinweise auf weiterführende Literatur vermehrt.

Das dargestellte System der Pflanzen steht in großen Zügen mit dem des STRASBURGER-Lehrbuchs (32. Auflage, G. Fischer Verlag, 1983) in Einklang, wenn auch, wie bereits gesagt, die stärkere Betonung chemischer Merkmale zu einigen Abweichungen geführt hat. In den Fragen der Begriffsbestimmungen und Nomenklatur folgten wir in der Regel diesem Lehrbuch, um so dessen zusätzliche Lektüre zu erleichtern.

Hinsichtlich der Benennung der mitteleuropäischen Pflanzen haben wir uns nach EHRENDORFER (Liste der Gefäßpflanzen Mitteleuropas; G. Fischer Verl., 1973) gerichtet, im übrigen nach dem Handwörterbuch der Pflanzennamen von ENCKE, BUCHHEIM und ZANDER (Ulmer Verlag, Stuttgart 1979), der Flora Europaea bzw. dem Index Kewensis.

Für weitergehende Informationen über die als Arzneimittel gebräuchlichen pflanzlichen Drogen und biogenen Arzneistoffe können folgende neuere Bücher genannt werden:

CZYGAN, F.-C. (ed.): Biogene Arzneistoffe, Vieweg & Sohn, Braunschweig/Wiesbaden, 1984.

HÄNSEL, R. und H. HAAS: Therapie mit Phytopharmaka, Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 1983.

---

* Gegenstandskatalog für die Pharmazeutische Staatsprüfung (Teil 1) der Bundesrepublik Deutschland, 2. Auflage, 1982.

LEWIS, W. H. and M. P. F. ELVIN-LEWIS: Medical Botany, Wiley, New York, 1977.
SCHNEIDER, G.: Pharmazeutische Biologie, B. I. Wissenschaftsverlag, Mannheim, Wien, Zürich, 1985.
TEUSCHER, E.: Pharmazeutische Biologie, Vieweg & Sohn, Braunschweig/Wiesbaden, 1979.
TYLER, V. R., L. R. BRADY and J. E. ROBBERS: Pharmacognosy, Lea & Febiger, Philadelphia, 1984.
WAGNER, H.: Pharmazeutische Biologie, Bd. 2: Drogen und ihre Inhaltsstoffe, G. Fischer Verlag, Stuttgart, New York, 1982.
WEISS, R. F.: Lehrbuch der Phytotherapie, Hippokrates Verlag, Stuttgart, 1985.
WICHTL, M. (ed.): Handbuch der Teedrogen, Wiss. Verl. Gesellschaft, Stuttgart, 1984.

Als Bücher über Nutzpflanzen seien schließlich noch genannt:

BRÜCHER, H.: Tropische Nutzpflanzen, Springer Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 1977.
FRANKE, G.: Nutzpflanzen der Tropen und Subtropen, 3 Bde., Hirzel Verlag, Leipzig, 1967, 1975, 1978.
FRANKE, W.: Nutzpflanzenkunde, Thieme Verlag, Stuttgart, 1981 (Taschenbuch).
REHM, S. und G. ESPIG: Die Kulturpflanzen der Tropen und Subtropen, Ulmer Verlag, Stuttgart, 1976 (Taschenbuch).
SCHÜTT, P.: Weltwirtschaftspflanzen, Parey Verlag, Berlin und Hamburg, 1972.

Die medizinische Terminologie und pharmakologische Grundbegriffe, die bei der knappen Besprechung pharmakologischer Wirkungen biogener Arzneistoffe und pflanzlicher Drogen von uns oft ohne nähere Erläuterung gebracht wurden, können im Lehrbuch von MUTSCHLER (Arzneimittelwirkungen, Wiss. Verlagsgesellsch., Stuttgart, 1981) nachgesehen werden; es wendet sich vor allem an Naturwissenschaftler, für die Pharmakologie Grenzgebiet ist. Speziell über toxische Wirkungen von Pflanzen und Pflanzeninhaltsstoffen informiert das Buch von FROHNE u. PFÄNDER «Giftpflanzen» (Wiss. Verlagsgesellsch. Stuttgart, 1983).

Für ihre Hilfe am Zustandekommen der dritten Auflage haben wir wiederum verschiedenen Kollegen und Mitarbeitern zu danken, insbesondere Herrn Prof. R. DAHLGREN, Kopenhagen, der nicht nur eine Zeichnung (Abb. 50) beisteuerte, sondern auch mit seinem Rat zur Seite stand.

Herr W. SÖLLNER sowie Frau Dr. G. GERSTBERGER und Herr A. HEMP haben neue Schaubilder angefertigt, beim Schreiben des Manuskripts haben uns Frau C. NIEBLER und Frau U. LAATZEN, die auch neue Formeln zeichnete, tatkräftig unterstützt. Herrn Dr. P. GERSTBERGER verdanken wir eine kritische Durchsicht des Manuskripts; Frau K.-A. GERLACH und Frau F. RODDE haben beim Korrekturlesen mitgewirkt. Ihnen allen wie auch kritischen Lesern und Rezensenten, die uns auf Unstimmigkeiten aufmerksam gemacht haben, gilt unser Dank ebenso wie auch dem Verlag, insbesondere Herrn STERN, der bereitwillig auf unsere Wünsche eingegangen ist.

Kiel, Bayreuth, Dorsbrunn, im Sommer und Herbst 1984

D. FROHNE · U. JENSEN

Aus der Einführung zur 1. Auflage

Der Untertitel dieses Buches deutet bereits die von uns gesetzten Schwerpunkte an: Pflanzen werden in einen systematischen Zusammenhang gestellt, wobei Arzneipflanzen als Lieferanten von Drogen und Wirkstoffen besondere Beachtung finden, was wiederum einer stärkeren Betonung chemischer Merkmale gleichkommt.

...

Das Vorkommen und die Verteilung dieser Stoffe interessieren nicht nur den Systematiker, sondern auch den Pharmazeuten, Naturstoffchemiker oder Mediziner. Dem ersten wird hier eine weitere Merkmalsgruppe zur Verfügung gestellt, die er auf Grund der Entwicklung neuerer Analysenmethoden (insbesondere denen der Chromatographie) genauer inventarisieren und dementsprechend für systematische Vergleiche einsetzen kann; letztere werden auf der Suche nach neuen Arzneistoffen oder nach neuen Rohstoffquellen für bereits genutzte biogene Substanzen sich an dem bestehenden System der Pflanzen orientieren und in nahestehenden Sippen nach gleichen oder ähnlichen Stoffen suchen.

...

Das vorliegende Buch bietet entsprechend seiner eingangs umrissenen Konzeption dem mehr systematisch orientierten Leser außer einer knapp gefaßten Darstellung des Systems der Pflanzen zusätzliche Informationen über die von Pflanzen gebildeten chemischen Verbindungen und ihr Vorkommen; Pharmazeuten, Chemiker oder Mediziner finden andererseits die sie interessierenden Verbindungen in einen systematischen Zusammenhang gestellt. Wir sind der Meinung, daß ein Lehrbuch dieser Konzeption bisher gefehlt hat und daß es von den Studierenden der angesprochenen Fachrichtungen als nützlich empfunden werden könnte.

...

Um den Umfang des Buches in erträglichen Grenzen zu halten, wurden Schwerpunkte gesetzt; einiges mußte notgedrungen und wissentlich sehr knapp dargestellt werden (z. B. Darstellung der Struktur und Biogenese chemischer Verbindungen sowie der therapeutischen Anwendung pflanzlicher Drogen).

...

Eine nur halbwegs befriedigende Berücksichtigung der «niederen Systematik» war innerhalb des geplanten Umfangs nicht möglich. So haben wir uns nach reiflicher Überlegung dazu entschlossen, nur einen kurzen Abriß der Systematik von Bakterien, Algen, Pilzen, Flechten und Moosen aufzunehmen, zumal von diesen pflanzlichen Organismen eine Reihe interessanter chemischer Verbindungen synthetisiert werden. Im übrigen muß gerade bei diesem Teil unseres Buches auf weiterführende Literatur verwiesen werden, die entweder weiter unten oder in Auswahl bei den einzelnen Kapiteln angegeben ist.

...

Da es dem Studenten vielfach schwerfällt, die für die wichtigeren Ordnungen charakteristischen Merkmalskombinationen zu erfassen und als Wissensstoff zu assimilieren, haben wir ca. 30 schematische Bauplan-Zeichnungen entworfen, an denen sich die wichtigsten Kennzeichen ablesen lassen. Der besonders interessierende Bereich der Blütenregion ist «entstaucht» dargestellt, jedes Blatt bzw. jeder Blattwirtel in die Papierebene geklappt.

Kiel und Köln, im Mai 1973

D. Frohne · U. Jensen

Über Populationen, Arten und andere Sippen sowie deren Beschreibung und Klassifizierung

Die Schilfpflanzen eines Sees, die Wollgraspflanzen eines Moores oder die Blaubeeren eines Waldes sind Organismen, die in fortwährendem Genaustausch leben: Wind oder Insekten sind in der Regel die Vermittler, die dazu beitragen, daß das in der Reduktionsteilung (d. h. bei höheren Pflanzen: Bildung der Pollenkörner bzw. des Embryosacks) isolierte genetische Material im Zuge der Befruchtung neu kombiniert wird. Auf diese Weise werden durch **Rekombinationen** immer neue Gentypen geschaffen, während **Mutationen** die Mannigfaltigkeit der Gene sichern und vergrößern. So ist auch jede Blaubeerpflanze einer zweiten in ihrem Genmuster mit hoher Wahrscheinlichkeit nie identisch, obwohl phänetisch, d. h. in ihrer äußeren Gestalt für unser Auge ununterscheidbar; es sei denn, sie wären durch ungeschlechtliche Vermehrung und ohne Mutation im vegetativen Bereich auseinander hervorgegangen, wofür die Erdbeeren mit ihren Ausläufern ein bekanntes Beispiel liefern.

So fließen die Gene im Zeitverlauf von Pflanze zu Pflanze eines im Genaustausch befindlichen Bestandes. Diesen nennt man eine **Population.** Die auf der Erde vorkommenden Blaubeerpflanzen gehören vielen, zum Teil sehr kleinen, zum Teil riesig großen Populationen an. Entweder ist über das gesamte Gebiet hinweg der Genaustausch prinzipiell möglich oder bzw. und die Veränderung des Genbestandes in den isolierten «Teil»-Populationen bis heute derartig geringfügig geblieben, daß sich phänetisch keine Veränderungen zeigten. Selbst Angehörige völlig isolierter Populationen könnten noch potentiell in Genaustausch mit anderen treten, sind potentiell kreuzbar.

In einem derartigen Fall sprechen wir von einer **Art** (= **Species**). Für sie ist bezeichnend:

- Freie Kreuzbarkeit
- Hohe phänetische Ähnlichkeit.

Von einer zweiten, nahestehenden Art unterscheidet sie sich in der Regel durch auffällige, konstante Merkmale und ist mit ihr unkreuzbar, d. h. reproduktiv isoliert.

Von daher ist verständlich, daß wir die Angehörigen einer Art (wie z. B. sämtliche Blaubeerpflanzen der Erde) als miteinander hochgradig verwandt auffassen. Daran ändert sich auch nichts, wenn wir die Entstehung der Art in eine lang verflossene Zeit (wohl Tertiär) verlegen müssen.

Die Art ist die Grundeinheit in der Taxonomie; sie wird aufgrund von herbarisierten Typusexemplaren genau beschrieben, wofür bestimmte Richtlinien gelten. In der von Linné 1753 eingeführten **binären Nomenklatur** wird die Blaubeere (um bei unserem Beispiel zu bleiben) folgendermaßen bezeichnet:

Vaccinium myrtillus L.

Der eigentliche Artname (*myrtillus* – immer klein geschrieben!) steht an zweiter Stelle; die Benennung stammt in diesem Falle von Linné selbst (abgekürzt L.).

Der erste Begriff faßt eine Anzahl sehr ähnlicher Organismen zusammen (Gattungsname). So zieht man die phänetisch ähnlichen Preiselbeeren (*Vaccinium vitis-idaea* L.), Moorbeeren (*V. uliginosum* L.) und Moosbeeren (*V. oxycoccos* L.) zu einer **Gattung** (= **Genus**) zusammen: nämlich *Vaccinium.*

Die abgestufte Ähnlichkeit zwischen Art und Gattung faßt man als abgestufte Verwandtschaft auf. Nach dem gleichen Prinzip abgestufter, d. h. abnehmender Merkmalsgemeinschaften werden Gattungen zu Familien, Familien zu Ordnungen, Ordnungen zu Klassen usw. zusammengefaßt.

Diese hierarchische Struktur der Nomenklatur der Pflanzen ist im folgenden wieder am Beispiel der Blaubeere dargestellt und sieht im einzelnen so aus (wobei nur die auch fernerhin von uns verwendeten Begriffe berücksichtigt werden):

Sippe (= Taxon)	Endung	Beispiel
Klasse	-atae	Magnoliatae
Unterklasse	-idae	Cornidae
Überordnung	-anae	Cornanae
Ordnung	-ales	Ericales
Familie	-aceae	Ericaceae
Unterfamilie	-oideae	Vaccinioideae
Tribus	-eae	Vaccinieae
Subtribus	-inae	
Gattung		Vaccinium
Art		**Vaccinium myrtillus**

Innerhalb einzelner Arten unterscheidet man gegebenenfalls noch Unterarten, Varietäten, Untervarietäten und Formen, die schließlich zum Teil nur noch modifikatorisch (d. h. standörtlich) bedingte Abweichungen ausdrücken.

Alle diese Kategorien nennt man **Sippen** (= **Taxa**). Die **Taxonomie** beschreibt und klassifiziert sie.

Die **Systematik** stellt die Taxa unter Berücksichtigung möglichst vieler, verschiedenartiger Merkmale in einen mutmaßlichen Verwandtschaftszusammenhang.

Existieren für eine Art verschiedene Bezeichnungen («Synonyme»), so gilt nach der **Prioritätsregel** die älteste, wobei man bei den Blütenpflanzen aber nicht weiter als bis zur Publizierung der 1. Auflage von LINNÉS «Species Plantarum» zurückgeht (d. h. bis zum 1. Mai 1753), als zum ersten Male die binäre Nomenklatur konsequent durchgeführt wurde.

Hat sich dagegen eine Überführung einer Art aus dem Verband einer Gattung (z. B. *Delphinium,* Rittersporn) zu einer anderen (z. B. *Consolida*) als notwendig erwiesen, so wird unter Beibehaltung des Artnamens (z. B. *ajacis*) der erstbeschreibende Autor (hier: LINNÉ) in Klammern beigefügt:

Delphinium ajacis L. → *Consolida ajacis* (L.) SCHUR.

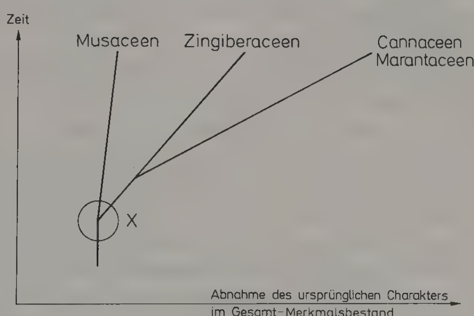
Hätte bereits eine – mit der überführten nicht identische – Art *Consolida ajacis* existiert («Homonym», was bei Artnamen wie *vulgaris, officinalis* o. ä. jedem Leser als denkbar einleuchtet), so hätte SCHUR in diesem Falle eine neue Artbezeichnung wählen müssen.

Diese und weitere Regeln sind in dem **Internationalen Code der Botanischen Nomenklatur** (ICBN) festgelegt.

Über die Phylogenese der Pflanzen und die Schwierigkeiten, ihren tatsächlichen Ablauf zu erkennen

Die Blaubeere *Vaccinium myrtillus* L. stellt wie alle anderen heute lebenden Arten das vorläufige Endglied des Astes eines seit Anbeginn der Phylogenie vielfach aufgefächerten «Stammbaumes» dar. Zwischen den Endgliedern aller Äste besteht eine reale Verwandtschaft, deren Grad durch die höhere oder tiefere Lage des Verzweigungspunktes im Stammbaum festgelegt wird. Gleiche Evolutionsgeschwindigkeit aller Merkmale vorausgesetzt, würde der Grad der Verwandtschaft sich im Grad der Ähnlichkeit widerspiegeln, was für Einzelmerkmale sicher nicht immer (man bezeichnet dieses Vorkommen von sowohl ursprünglichen wie abgeleiteten Merkmalen bei einer Pflanzenart als «Heterobathmie»), für das Mittel über die Gesamtheit aller Merkmale (overall similarity) aber durchweg gelten dürfte.

Unterscheiden sich Sippen, die in einem bestimmten Verwandtschaftsverhältnis zueinander stehen derart, daß die einen auffällige ursprüngliche, die anderen aber abgeleitete Merkmalsausbildungen besitzen, so leitet man sie gerne voneinander ab. Eine derartige, nur das Beispiel Blüten-Merkmale betreffende «Ableitung» der Marantaceen und Cannaceen von den Zingiberaceen und diese wiederum von den Musaceen (vgl. auch Abb. 138) wird in laxer Ausdrucksweise gern auf die Sippen übertragen («Ableitung der Zingiberaceen von den Musaceen»). Selbst wenn in der gesamten Merkmalskombination die Musaceen als ursprünglicher, die Marantaceen und Cannaceen als abgeleiteter bezeichnet werden müssen, darf das nie dazu verleiten, die Musaceen als Ahnpflanzen der übrigen genannten Familien anzusehen. Die Ahnsippe aller (X) mag den Musaceen besonders ähnlich gewesen sein, ist uns im übrigen aber unbekannt.



Insbesondere unter dem gleichgerichteten Selektionsdruck an Grenzstandorten konnten in unterschiedlichen Verwandtschaftskreisen Entwicklungen zu morphologisch ähnlich gestalteten Sippen ablaufen: Zum Beispiel in Anpassung an trocken-warme Klimate rutenartige Sprosse bei Fabaceen und Ephedraceen oder sukkulente Sproßachsen bei Cactaceen, Euphorbiaceen, Asclepiadaceen und Asteraceen; in Anpassung an

salzreiche Standorte dickfleischige Blätter bei Chenopodiaceen, Asteraceen und Primulaceen. Auch die frappierende Ähnlichkeit der Schwimmblätter von Seekanne (*Nymphoides peltata,* Gentianaceae) und Seerosengewächsen (Nymphaeaceae) wird man bei genauer, z. B. anatomischer oder auch chemischer Analyse als nur scheinbar entlarven. Die unterschiedlich aufgebauten Blüten all dieser als Beispiele genannten, äußerlich einander ähnlich erscheinenden Pflanzen lassen eindeutig erkennen, daß sie verschiedenen Bauplänen angehören und damit auch unterschiedlicher Abstammung sind. Man nennt ihre – scheinbar – ähnlichen Merkmale (bzw. ihren Gesamthabitus) **analog** (**funktionsgleich**) und bezeichnet diese Erscheinung als **Konvergenz.** Demgegenüber werden aus gleicher Abstammung hervorgegangene Organe bzw. deren Merkmale, auch wenn sie äußerlich sehr unterschiedlich erscheinen können, als **homolog** (**abstammungsgleich**) bezeichnet; Beispiel: Die so unterschiedlichen *Beeren*früchte der Tollkirsche (*Atropa bella-donna*) und die stacheligen *Kapsel*früchte des Stechapfels (*Datura stramonium*) sind jeweils aus einem Solanaceen-Fruchtknoten hervorgegangen, also homologe Organe.

Verfolgen wir die evolutive Entwicklung des Pflanzenreichs an Hand eines leider nur teilweise befriedigenden Fossilmaterials zurück! Hierbei wird man sich daran gewöhnen müssen, Veränderungen in geologische Zeiträume einzuordnen.

Nachdem die Prokaryoten in einer langen «chemischen Evolution» aus «Ursuppen»-bestandteilen sich vor etwa 3 Milliarden Jahren entwickelt hatten, verstrichen noch einmal mehr als 1 Milliarde Jahre, bis sich – offenbar symbiotisch – die Eukaryoten konstituierten. Die phylogenetischen Zusammenhänge zwischen den eukaryotischen Grün-, Rot-, Braun- und anderen Algengruppen liegen noch ebenso im Dunkel unserer Kenntniswelt wie die (polyphyletische?) Entstehung der Pilze. – Über diese Anfänge der Evolution unterrichten eine Anzahl von Lehrbüchern (z. B. KAPLAN 1978) und Symposiumsberichte.

An der Grenze zwischen Silur und Devon, d. h. vor ca. 400 Millionen Jahren begann das **Paläophytikum.** Diese Pteridophytenzeit umfaßte 150 Millionen Jahre mit den vielleicht interessantesten phylogenetischen Entwicklungen:

1) Die Entstehung der ersten landbesiedelnden isosporen Urfarne aus wahrscheinlich grünalgenartigen Vorfahren, mit besonderen, an das Landleben angepaßten Strukturen und Stoffen, wie Festigungs- und Leitsystemen mit dem Holzstoff Lignin, sekundäres Dickenwachstum, Abschlußsysteme mit den Stoffen Cutin und Suberin, leistungsfähige Wurzelsysteme zur Wasserversorgung.

2) Die Aufspaltung der Ur-Landpflanzen in die drei noch heute lebenden Klassen der Bärlappe, Schachtelhalme und Farne im engeren Sinne, die alle in paralleler Entwicklung den Übergang von der Isosporie zur Heterosporie vollzogen.

3) Schließlich fällt in das Paläophytikum auch schon die Entstehung der ersten samentragenden Pflanzen, bei den Bärlappen mit den Lepidospermae offensichtlich in eine phylogenetische Sackgasse führend, von den urfarnartigen Progymnospermen ausgehend jedoch die Bildung der heutigen Gymnospermen und Angiospermen einleitend. – Die Pteridophyten kulminierten in der Steinkohlenzeit, von der uns die Existenz mächtiger Sumpfwälder aus 20–30 m hohen Siegel- und Schuppenbäumen, Baumschachtelhalmen und großblättrigen Farnpflanzen überliefert ist. Ihr Kohlenstoff steht uns in Form der Steinkohle zur Verfügung, ihre Abdrücke sind im Kontakt der Flöze erhalten geblieben. Ein eindrucksvolles Bild der Steinkohlenwälder und ihrer Lebensbedingungen zeichnete MÄGDEFRAU (1968). RASBACH und WILMANNS (1976) schildern anschaulich Gestalt, Geschichte und Lebensraum der Pteridophyten aus vergangener und heutiger Zeit.

Das folgende, durch Dominanz gymnospermer Pflanzen (Abb. 1) geprägte **Mesophy-**

tikum dauerte ebenfalls etwa 150 Millionen Jahre. Es löste in der Mitte der Permzeit das Paläophytikum ab. Diese Zeit wird geprägt durch die Entfaltung der gymnospermen Samenpflanzen in reicher Artenfülle. Daran ändert sich auch im Prinzip nichts, wenn die «Blüte»zeit der Cordaiten, Samenfarne und Progymnospermen bereits vorbei war. Bei allmählich trockeneren Klimaverhältnissen erwies es sich für sie als vorteilhaft, daß die

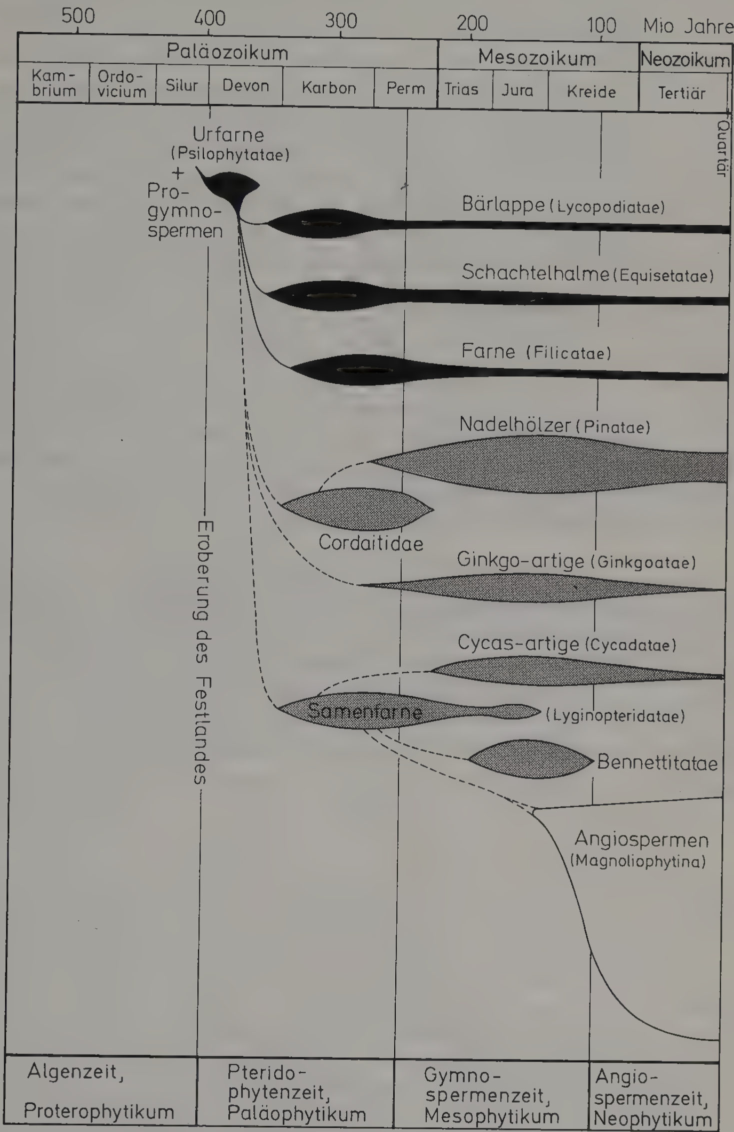


Abb. 1: Mutmaßliche stammesgeschichtliche Zusammenhänge zwischen den Klassen und Unterabteilungen der Kormophyten und ihre Entfaltung im Laufe der Erdgeschichte. Unsichere, durch Fossilfunde nicht dokumentierte Verbindungen gestrichelt; Pteridophyten dunkel, Gymnospermen hellgrau, Angiospermen weiß (nach Ehrendorfer, erweitert).

Befruchtung vom Substrat unabhängig wurde und sich nach der (Wind-)Bestäubung der Transport der Spermatozoiden von dem auf der Samenanlage gelandeten Pollenkorn bis zur Eizelle des Prothalliums auch bei widrigen Außenbedingungen vollzog. Diese Tatsache wie auch das leistungsfähigere Leitsystem des Stammes müssen wesentlich zur Überlegenheit gegenüber den Pteridophyten beim Ringen um die Besiedlung eines Standortes beigetragen haben. Die im Paläophytikum so imposanten Pteridophytenwälder verschwanden schnell. Nur den krautigen Vertretern blieb im Schutz des Kronendaches der Samenpflanzen-Wälder bis heute eine wichtige ökologische Nische.

Gegen Ende des Tertiärs, zur Zeit der Menschwerdung, hat man weitgehend mit dem Artenspektrum zu rechnen, das wir auch heute noch kennen. Etwa 100 Millionen Jahre sind es her, seit in der Mitte der Kreidezeit das durch Gymnospermen beherrschte Florenspektrum sich wandelte und die Vorherrschaft der Angiospermen begann. Das **Neophytikum** (vgl. Abb. 1) läuft also der Vögel- und Säugerzeit, dem Neozoikum, voraus. Selbstverständlich ist die Entstehung der ersten Angiospermen noch früher anzusetzen. Es ist bedauerlich, daß wir über diesen wichtigen Evolutionsschritt durch fossile Daten nur bruchstückweise unterrichtet sind (s. S. 104). Die Einbeziehung der sich zu jener Zeit stark entwickelnden Insekten in den Bestäubungsvorgang hatte die Entstehung und Förderung auffällig gefärbter Blüten, pollenkittreichen Blütenstaubes und von Fruchtblättern als Schutz der zarten Samenanlagen zur Folge. Im Gametophyten wurde insbesondere das weibliche Prothallium stark reduziert (8 Kerne, bzw. 6 Zellen + 2 Kerne); die «doppelte Befruchtung» vermied die primäre Endospermbildung «auf gut Glück». Die zunehmende Bedeutung der Pflanzenfresser trug zur Selektion von Pflanzen mit einem reichen Spektrum an physiologisch wirksamen Sekundärstoffen (Alkaloiden, Cardenoliden, Phenolen, ätherischen Ölen u. a.) bei. Von daher erklärt sich auch, warum gerade unter den Angiospermen die wichtigsten Arzneipflanzen zu finden sind.

Obwohl der Ablauf der Phylogenese der Kormophyten zumindest in großen Zügen bekannt ist, darf das nicht darüber hinwegtäuschen, daß unser Bild im einzelnen noch recht lückenhaft ist. Insbesondere die Herkunft und verwandtschaftlichen Zusammenhänge der Angiospermen, also derjenigen Pflanzengruppe, die in diesem Buch vornehmlich angesprochen ist, liegen im Dunkel. Verbesserte Merkmalsanalysen mit zum Teil neuartigen Inhalten haben in der letzten Zeit zu vielen neuen Gesichtspunkten zur Verwandtschaft der angiospermen Familien und Ordnungen geführt.

Über die Chemotaxonomie als eine der vergleichenden Methoden der Verwandtschaftsforschung

Der einzige, allgemein gangbare Weg, um der Aufklärung der natürlichen Verwandtschaft von Pflanzen näher zu kommen, führt über die heute lebenden Vertreter. Nur sie sind einer vielseitigen und exakten (Merkmals-)Analyse zugänglich. So wie sich eine abgestufte Verwandtschaft in einer mehr oder weniger abgestuften Ähnlichkeit der Organismen widerspiegelt, wird man umgekehrt vom Grad der Übereinstimmung in der Summe aller Strukturen und chemisch-physiologischen Prozesse den Grad der Verwandtschaft erschließen dürfen. Je näher man dem Ideal der Einbeziehung aller Merkmalskomplexe bei einem Vergleich kommt, desto geringer dürfte die Gefahr sein, konvergente, d. h. ähnliche oder gleiche, aber auf verschiedenen Wegen erworbene Ausbildungen bereits im Sinne von Verwandtschaft deuten zu müssen. Das bedeutet mit anderen Worten die Forderung nach dem Vergleich möglichst vieler, verschiedenartiger und natürlich auch genetisch nicht gekoppelter Merkmale. Wenn Heywood (1971) die Zahl von 50 Einzelmerkmalen («unit characters») für ausreichend hält, so gibt diese Zahl eine untere Grenze für Praktikumsaufgaben an, fundierte Untersuchungen erfordern schon mindestens das Zehnfache. Es gibt infolgedessen eine morphologische, anatomische, karyologische oder auch physiologische Systematik genau so wenig wie eine chemische («Chemotaxonomie»), sondern nur sich ergänzende, vergleichende Methoden zur Verwandtschaftsforschung. Das experimentell erreichbare und jederzeit exakt nachprüfbare Ergebnis aller dieser ist die Feststellung des Grades der Gesamt-Merkmalsähnlichkeiten. Sie erlauben die Darstellung eines Dendrogramms. Es läßt sich als Verwandtschafts-Stammbaum deuten, was selbstverständlich mit um so größeren Vorbehalten zu geschehen hat, je weniger Merkmale und Merkmalsklassen in die Darstellung einbezogen worden sind.

Wegen der besonderen Zielrichtung unseres Buches sollen hier allein die vergleichend-chemischen Methoden herausgestellt werden. Damit wird keineswegs die überragende Bedeutung der «klassischen» Daten vergleichend-morphologischer, anatomischer, karyologischer und sonstiger nichtchemischer Merkmale geleugnet.

Die Anwendung chemischer Kriterien in der Systematik ist nicht neu. Hinter dem Geruch, dem Geschmack oder der Blütenfarbe verbergen sich ebenso stoffliche Qualitäten wie hinter der Feststellung bestimmter Gift- oder Arzneiwirkungen. Bereits De Candolle hat die Bedeutung der chemischen Kriterien klar erkannt (1804). Form«verwandtschaft» war für ihn im allgemeinen mit Wirkstoff«verwandtschaft» gekoppelt. Gegen Ende des vorigen Jahrhunderts war es insbesondere Greshoff, der in großem Maßstab vergleichend-chemisch arbeitete. Er erhielt 1888 von der holländischen Regierung den Auftrag, Arzneipflanzen Indonesiens chemisch zu untersuchen. Bei der Auswahl der Arten ließ er sich von bekannten Verwandtschaftszusammenhängen leiten. Er wies u. a. eine allgemeine Verbreitung von Alkaloiden in Annonaceen und Lauraceen nach und durchforschte die Flacourtiaceen nach cyanogenen Verbindungen. In dem Maße, wie im Verlauf der letzten Jahrzehnte unsere Kenntnisse über Struktur und Vorkommen von Pflanzenstoffen fast explosionsartig anwuchsen, stieg die Bedeutung der chemischen Merkmale in der botanischen Verwandtschaftsforschung. Ihre Beiträge haben manche postulierten Verwandtschaftszusammenhänge in Frage gestellt, andere bestätigt oder zur genaueren Erforschung vieler systematischer Beziehungen angeregt.

Die Zeitschriften «Biochemical Systematics and Ecology» und «Journal of Molecular Evolution» haben sich Arbeiten speziell aus diesem Gebiet angenommen. HEGNAUER (1962 ff.) und GIBBS (1974) verfaßten mehrbändige Handbücher, und eine Reihe von Symposiumsberichten und Sammelreferaten überspannen das weite Feld dieser chemotaxonomischen Forschung.

1. Sekundärstoffe

Die Bedeutung chemischer Merkmale wie aller anderer geht von der Tatsache aus, daß die Evolution der Pflanzen das Resultat der Evolution der genetischen Informationssysteme ist. Auf dem Wege der Transskription und Translation bestimmen diese den entsprechend veränderten Phänotyp. Insbesondere eine Reihe von *Sekundärstoffen* («natural products», ≈ mikromolekularen Stoffen) wird man eine hohe systematische Bedeutung beimessen, werden sie doch im Verlauf eines zum Teil komplizierten Biosyntheseweges durch ein System von gencodierten Enzymen gesteuert. Dieses Argument wie auch eine relativ leichte Isolierbarkeit und Identifizierbarkeit haben zur heute großen Bedeutung gerade dieser Stoffgruppe beigetragen.

Als eine einfache Methode bietet sich an, Substanzgemische aus den zu vergleichenden Arten durch chromatographische Methoden aufzutrennen. Die so durch Lage (R_f-Wert der «Peaks» oder «Spots») und gegebenenfalls Eigenschaften (z. B. Reaktion auf Sprühreagenzien) unterscheidbaren *Einzelsubstanzen* können *ohne weitere Identifizierung* zur Bestimmung einer – chemischen – Ähnlichkeit S von je zwei Arten herangezogen werden, die man z. B. mit Hilfe des Koeffizienten von JACCARD und SNEATH bestimmen kann:

$$S = \frac{a}{b}$$

a = Summe der beiden Arten gemeinsamen Merkmale
b = Summe der Merkmale, die nur eine der beiden Arten besitzt

Diese bei anatomischen und morphologischen Merkmalen oft verwendete numerisch-taxonomische Arbeitsweise wurde durch ALSTON und TURNER (1959) bei chemischen Merkmalen eingeführt. Ihr Vorteil liegt in einem ohne großen technischen Aufwand möglichen Vergleich von vielen Merkmalen vieler Sippen. Von Nachteil ist eine gewisse Unsicherheit der Identität der als gleich angesehenen Flecken sowie in vielen Fällen die mangelnde Kenntnis darüber, um welche Substanzen es sich eigentlich handelt.

Es kann aber auch das Ziel der Untersuchungen sein, das Vorkommen oder Fehlen *definierter Stoffe* in den zu vergleichenden Arten festzustellen. Die größere Sicherheit in der Identifizierung wie die auch für phylogenetische Spekulationen willkommene Kenntnis der chemischen Konstitution werden erkauft durch den Nachteil, daß bei höherem technischen Aufwand weit weniger Merkmale (Substanzen) verglichen werden können. Dieser Gruppe sind sehr viele Beiträge zur Chemotaxonomie zuzuordnen. Eine Fülle von Daten ist auch in unsere Darstellung des pflanzlichen Systems eingegangen, so daß hier auf Einzelbeispiele verzichtet werden kann. Es hat sich gezeigt, daß die systematische Aussagekraft solcher Untersuchungen sehr unterschiedlicher Art ist. Dies um so mehr, als die Verfeinerung der Nachweismethoden ergeben hat, daß viele Substanzgruppen im Pflanzenreich in geringer Menge viel verbreiteter vorkommen als früher angenommen. Man steht also vor der Frage, ob man nur die Kumulation eines Stoffes in größerer Menge oder auch das Vorkommen in Spuren bei einer vergleichenden Betrachtung berücksichtigen soll.

Häufig und nahezu allgemein vorkommende Pflanzenstoffe (z. B. Chloro-

phylle, Zellulose, Stärke, Lignin) tragen oft zumindest zur Abgrenzung großer Gruppen des Organismenreiches bei. Bei genauer Analyse sind aber auch feinere Differenzierungen möglich, wie es Tab. 2 S. 89 für das Lignin herausstellt.

Erratisch verbreitete Stoffe scheinen auf den ersten Blick demgegenüber nur die These zu bekräftigen, daß so wie morphologische Merkmale auch Sekundärstoffe durchaus konvergent auftreten können. Das besonders bekannt gewordene Vorkommen von Nicotin bei so wenig miteinander verwandten Gattungen wie *Cannabis, Juglans, Acacia, Prunus, Asclepias, Nicotiana* und *Zinnia* scheint das zu belegen. Ähnliches gilt für die Verbreitung der Cardenolide, die man von Einzelvertretern der Moraceen, Ranunculaceen, Brassicaceen, Fabaceen, Euphorbiaceen, Celastraceen, Tiliaceen, Sterculiaceen, Apocynaceen, Asclepiadaceen, Scrophulariaceen, Convallariaceen und Hyacynthaceen kennt. Es hat sich aber gezeigt, daß das Vorkommen von herzwirksamen Glykosiden zwar auf einzelne Gattungen einer Familie beschränkt ist, diese Gattungen aber wie im Falle von *Adonis* und *Helleborus* unter den Ranunculaceen oder *Digitalis* unter den Scrophulariaceen in allen Arten dieses Merkmal führen und sich hierin von nahestehenden Gattungen scharf unterscheiden. In ähnlicher Weise charakterisieren die sonst nur erratisch vorkommenden Necin-Alkaloide die Senecioneen innerhalb der Asteraceen (mit der Gattung *Senecio,* Kreuzkraut). Cyanogene Glykoside, nicht selten in höheren Pflanzen anzutreffen, sind innerhalb der Rosaceen neben den Spiraeoideen auf die Maloideen («Kernobst») und Prunoideen («Steinobst») beschränkt; bei den Rosoideen («Beerenobst») fehlen sie.

Von besonderem Interesse sind selbstverständlich Sekundärstoffe mit einem auffälligen Verbreitungsschwerpunkt. Die Betalaine der Caryophyllales, die Benzylisochinolin-Alkaloide der Magnoliidae, die Glukosinolate der Capparales, die Polyine der Araliales und Asterales, die cyclopropenoiden Fettsäuren der Malvales oder die iridoiden Substanzen bestimmter Cornidae und Lamiidae sind nur einige Beispiele, die sich als wichtige systematische «Marker» erwiesen haben und in der Darstellung des Pflanzenreichs an den betreffenden Stellen diskutiert werden.

Die Entstehung solch diverser Sekundärstoffe in der Phylogenie der Angiospermen muß sicherlich im Zusammenhang mit der Bildung chemischer Abwehrmechanismen gegenüber fressenden Tieren gesehen werden; vgl. dazu Teuscher, 1984 und z. B. auch S. 187 *(Apiaceae)*. Hierbei scheinen weniger phytophage Insekten als vielmehr herbivore Säugetiere einen entsprechenden Selektionsdruck gesetzt zu haben. Aus der Abb. 2 geht klar hervor, daß die ersten chemischen Abwehrmechanismen unspezifischer Art waren. Der Shikimisäureweg war bereits auf der Stufe der Gymnospermen voll entwickelt und hatte insbesondere zur Bildung von Lignin (zur Festigung, aber auch als Insekticid und Fungicid von Bedeutung) und kondensierten Gerbstoffen (zur Abwehr verschiedener Pilz- und Tiergruppen) geführt. In der folgenden evolutiven Entwicklung der Angiospermen wurde dieser Syntheseweg Schritt für Schritt abgebaut, gleichzeitig aber wurde durch ein hohes Reduktions-Oxidations-Potential die Entstehung vieler Abkömmlinge eingeleitet und stabilisiert. Man kann sich vorstellen, daß mit dieser Entwicklung die Entstehung krautartiger Formen aus ursprünglich vorwiegend holzigen Hand in Hand ging. Bezüglich der Gerbstoffe erfolgte mehr und mehr eine Verlagerung von den kondensierten Gerbstoffen (Catechin und Procyanidine als Bausteine) hin zu den hydrolysierbaren, wieder in den Stoffwechsel einbeziehbaren Gerbstoffen mit Gallussäure, Ellagsäure oder aber auch Kaffeesäure als Bausteinen. In stark abgeleiteten Angiospermengruppen schließlich rückte offensichtlich der Acetat-Mevalonsäureweg in den Vordergrund mit den spezifischen Gift- und Abwehrstoffen der Iridoide, Polyacetylene, Steroidsaponine, Sesquiterpenlactone etc. So entstand ein immenses chemisches Potential bei den Angiospermen, das durch intensive evolutionäre Interaktionen zwi-

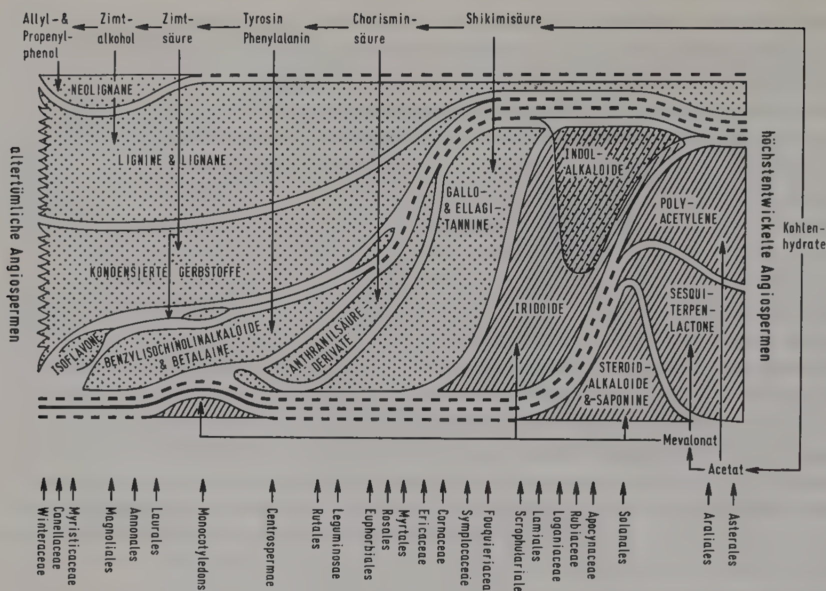


Abb. 2: Verteilung wichtiger biogenetischer Gruppen von sekundären Pflanzenstoffen mit allelochemischer Wirkung von ursprünglichen (links) zu abgeleiteten (rechts) Angiospermen. Das Schema zeigt, daß Derivate des Shikimisäureweges (u. a. Lignin; punktiert dargestellte Substanzen) zunehmend von solchen des Mevalonsäure-Acetatweges (gestreift dargestellte Substanzen) ersetzt werden (Entstehung krautiger Formen!). – Die Beteiligung von Acetat bei kondensierten Gerbstoffen und Isoflavonen ist nicht berücksichtigt. Die angegebenen Familien und Ordnungen sind Beispiele für die jeweiligen Konstellationen von Pflanzenstoffen; ein lineares Abstammungsverhältnis zwischen ihnen wird nicht angenommen. Original K. Kubitzki.

schen Pflanzen und Tieren den Weg ebnete für die Entstehung einer hohen Diversität an Angiospermen- und gleichzeitig Tierarten seit der Kreidezeit.

Ohne die biogenetischen Abläufe im Einzelfall genau zu kennen, hat die rapide wachsende Zahl von isolierten und strukturell aufgeklärten Substanzen dazu angeregt, sie im Sinne phylogenetischer Kriterien zu nutzen. So haben sich aus einem Strukturvergleich der bei Compositen gefundenen Polyacetylene unter Zuhilfenahme allgemeiner biogenetischer Gesichtspunkte die C 18-Verbindungen relativ geringen Oxidationsgrades als ursprünglich herausgestellt. Daraufhin läßt sich der Grad der Ursprünglichkeit von Compositen-Triben festlegen und für entsprechende Aussagen über die Sippen verwenden (s. S. 200). In anderen Fällen kann man mit Hilfe einzelner Alkaloid-Typen und ihrem unterschiedlichen Selektionswert (Giftigkeit) sowie den heutigen Verbreitungszentren der Sippen zu einem besseren Bild der phylogenetischen Abläufe kommen. Mit Hilfe solcher Gesichtspunkte ist es möglich, über «starre» taxonomische Kriterien des Vorkommens bzw. Fehlens einer chemischen Verbindung zusätzliche,

«biologische» Kriterien einzubringen. Als wegweisend kann das Buch von O. R. GOTTLIEB angesehen werden: «Micromolecular Evolution, Systematics and Ecology», Springer-Verlag 1982.

Auf jeden Fall werden aber bei der Einbeziehung sekundärer Pflanzenstoffe auch die Ergebnisse der *Biogenese*forschung berücksichtigt werden müssen: Es kann sich erweisen, daß das Vorkommen von Substanzen gleicher Struktur in getrennten Verwandtschaftsbereichen auf analoge, d. h. auf in verschiedenen Biosynthesewegen unabhängig voneinander entstandene Bildungen zurückzuführen ist, wofür das auf S. 238 diskutierte Beispiel der Anthrachinonverbindungen genannt sei. Auch bei den Naphthochinonderivaten führen mehrere Biosynthesewege zu den in ihrer Grundstruktur gleichen, meist jedoch im Substitutionsmuster unterschiedlichen Endprodukten.

Chemische Merkmale, an einzelnen Pflanzen oder wenigen Populationen einer Art festgestellt, dürfen nicht von vornherein als die gesamte Species betreffend verallgemeinert werden. Man hat nämlich eine zum Teil bedeutsame, qualitative und quantitative infraspezifische (d. h. innerhalb einer Species geltende) Variabilität von Inhaltsstoffen kennengelernt, die über das Maß einer durch unterschiedliche Standortbedingungen (z. B. Kleinklima, Boden) geprägten Reaktionsnorm (Modifikabilität) hinausgeht und genetisch fixiert ist. Mitunter scheint es, als wenn sich derartige Rassen mit heutigen Methoden eindeutig nur chemisch unterscheiden lassen; man könnte sie dann als **chemische Rassen** bezeichnen. Von ihrer Existenz kann sich jeder beispielsweise aufgrund unterschiedlicher Geruchsqualitäten überzeugen, die beim Zerreiben von Rainfarnblütenkörbchen oder Minzenblättern im übrigen morphologisch nicht augenfällig unterschiedener Pflanzen auftreten. Die Kenntnis von infraspezifischen Sippen mit signifikant unterschiedlichem Inhaltsstoff-Muster ist für die Systematik zweifellos von Interesse, für die Arznei- und Nutzpflanzenforschung (Züchtung) von großer Bedeutung; in unserem Buch wird mehrfach auf derartige Erscheinungen hingewiesen (z. B. bei *Cinnamomum, Asarum, Eucalyptus, Petroselinum*).

2. Nukleinsäuren und Proteine

Neben den Sekundärstoffen gewinnen diejenigen Makromoleküle eine immer größere Bedeutung, die – direkt oder indirekt – die genetische Information tragen: Nukleinsäuren und Proteine. Für den Systematiker ist von besonderem Interesse, daß ihm hiermit die Möglichkeiten in die Hand gegeben werden, homologe Substanzen über das gesamte Pflanzen-, ja Organismenreich hinweg, zumindest aber in mehr oder weniger großen Verwandtschaftsgruppen zu vergleichen.

Man hat sich anfangs vorgestellt, daß vergleichende Untersuchungen der genetischen Substanz gleichsam die Entschlüsselung der verwandtschaftlichen Zusammenhänge liefern könnten. Heute wissen wir jedoch, daß zumindest bei höheren Organismen der überwiegende Teil der DNA inaktiv ist und mögliche Basensequenz-Änderungen gar nicht durch selektive Vorgänge kontrolliert werden können. Aber auch die Enzyme als primäre Genprodukte können nach der Translation durch Transaminierungen, Abspaltung von Peptiden oder Anhängen von Kohlenhydratketten weiter verändert werden. Abgesehen von diesen Einschränkungen werden sowohl Basensequenz-Bestimmungen und -Vergleiche von DNA- oder RNA-Abschnitten wie auch Aminosäuresequenz-Untersuchungen der Proteine die phylogenetisch entstandenen Zusammenhänge der

untersuchten homologen Strukturen (Moleküle oder bestimmte Spaltprodukte), nicht aber der Gesamtorganismen aufklären können. Dennoch sind viele solcher Ergebnisse für die Beurteilung phylogenetischer Zusammenhänge hochwillkommen und, mit der nötigen Vorsicht interpretiert, auch von nicht zu unterschätzendem Wert. Die Entdeckung der Archaebakterien durch Basensequenzvergleiche bestimmter rRNA-Abschnitte mag dies verdeutlichen. Dank der sich rapide entwickelnden molekularbiologischen Techniken wird sich nicht nur der technische Aufwand, der heute noch unverhältnismäßig hoch ist, in Zukunft weiter verringern, sondern gleichzeitig sich die Signifikanz merklich erhöhen.

Nukleinsäuren: Die Ende der 60er Jahre für systematische Probleme nutzbar gemachten Methoden der DNA-DNA-, DNA-RNA- oder RNA-RNA-Hybridisierung haben sich als wenig aussagekräftig erwiesen und sind in den Hintergrund getreten gegenüber solchen Methoden, die definierte Abschnitte der Nukleinsäuren in ihrer Struktur miteinander vergleichen. An Mikroorganismen, aber in zunehmendem Maße auch an höheren Organismen sind insbesondere an rRNA-Untereinheiten Strukturaufklärungen vorgenommen worden. Sie haben inzwischen wesentliche, neue Gesichtspunkte zur Phylogenese geliefert. Wir verdanken diesen Arbeiten neue Aspekte zur Gliederung der Prokaryoten, zur Symbiotentheorie der Entstehung der Eukaryoten sowie zur Abtrennung der grünen Pflanzen von den Pilzen und Tieren. Lit. z. B.: O. KANDLER (ed) «Archaebacteria», G. Fischer-Verlag, 1982.

a. *Vergleich der T_1-Ribonuklease-Spaltprodukte von rRNA-Untereinheiten.* Diese Methode wurde von WOESE u. Mitarb. als quantitative Methode zur taxonomischen Bearbeitung von Mikroorganismen entwickelt. ^{32}P-markierte kleine ribosomale RNA-Untereinheiten (meist 16S rRNAs) wurden isoliert und mit T_1-Ribonuklease gespalten. Aus dem entstandenen Gemisch von Oligonukleotiden wurden diejenigen mit der Kettenlänge von $\geqq 6$ abgetrennt und sequenziert. Für den Vergleich zweier Spezies A und B dient der Assoziationskoeffizient

$$S_{AB} = \frac{2\,N_{AB}}{N_A + N_B},$$

wobei die Zahl N der Oligonukleotide verschiedener Basensequenz berücksichtigt wird, die entweder nur in A, nur in B oder in beiden Arten vorkommen.

Diese Methode ist für Mikroorganismen mit gutem Erfolg angewendet worden, versagt aber bei höheren Organismen wegen Schwierigkeiten in der Markierung der rRNA. Durch veränderte Methodik gelang jedoch an 18S RNA auch bei höheren Pflanzen bereits ein entsprechender Merkmalsvergleich.

b. *DNA- und RNA-Sequenzanalyse.* Während der Vergleich von T_1-Ribonuklease-Spaltprodukten von rRNA-Untereinheiten mehr bei nahe miteinander verwandten Arten geeignet zu sein scheint, haben sich Vergleiche kompletter Sequenzen von homologen DNA- oder RNA-Abschnitten bei mehr entfernt verwandten Arten bewährt. Hierbei ist die Handhabung großer RNAs sehr schwierig (z. B. 16S und 23S rRNA oder mRNA). Dagegen ist die 5S rRNA, eine Komponente der großen ribosomalen Untereinheit mit 116 bis 120 Nukleotiden bereits in großem Maße zur vergleichenden Sequenzanalyse herangezogen worden. Andererseits ist die Sequenzierung selbst ganzer Operons der DNA möglich, über die die Sequenz der entsprechenden RNAs erschlossen werden kann. Bis heute kennt man bereits weit über 1 Million sequenzierter Basenpaare.

c. *Vergleich der Restriktions-Endonuklease-Spaltprodukte.* Restriktions-Endonukleasen spalten DNA an spezifischen Stellen (Abb. 3). Die erhaltenen Bruchstücke können in der Gelelektrophorese entsprechend ihrer Ladung und ihrem Molekulargewicht

Abb. 3: rDNA-Restriktionsanalyse an *Lisianthius*-Arten (Gentianaceae) mit entsprechendem Cladogramm (nach Sytsma and Schaal).
Links: A: rDNA (mit den 18S und 27S-Regionen) von *Lisianthius skinneri* und *L. jefensis* als Bezugssysteme mit den Spaltstellen für die Restriktionsenzyme Bst EII, Stu I, Xba I, Sst I, Bam HI und 11 weiteren Restriktionsenzymen (Pfeile) mit bei allen untersuchten Arten (A–F) identischen Spaltstellen. B–F Gene weiterer *Lisianthius*-Arten mit Markierung von solchen Spaltstellen der Restriktionsenzyme, die von A verschieden sind. B weitere Population von *L. skinneri*; C *L. peduncularis*; D *L. aurantiacus*; E *L. habuensis*; F *L. seemannii*.
Rechts: Cladogramm für die *Lisianthius*-Arten aufgrund der Nukleotid-Insertionen und Restriktionsenzym-Spaltungen (Nco I zusätzlich zur linksstehenden Abb.). Länge der rDNA repeat in Kb (Kilobasen) ist bei jeder Art vermerkt.

getrennt und bei verschiedenen Arten miteinander verglichen werden. Die Kartierung der Spaltstellen bzw. der erhaltenen Fragmente stellt heute eine immer häufiger angewandte Methode dar, um klonierte Gene, Plasmid-DNAs und sogar kleine Genome aus Phagen oder Organellen zu charakterisieren.

Bei Pflanzen ist bisher – neben der rDNA – vornehmlich das Genom der Chloroplasten auf diese Weise untersucht worden. Es ist weniger komplex als die Mitochondrien-DNA und weit kleiner als das der Kern-DNA. Abb. 3 gibt ein Beispiel für die vergleichende rDNA-Analyse von *Lisianthius*-Arten (Gentianaceae).

d. Neben den bisher genannten Methoden sind weitere entwickelt worden, um Eigenschaften von DNAs oder RNAs bei verschiedenen Taxa miteinander zu vergleichen. Bei höheren Pflanzen haben darüberhinaus integrierende Merkmale wie DNA-Menge oder Heterochromatin-Muster an Chromosomen neben den «klassischen» Merkmalen bei taxonomischen Fragestellungen Eingang gefunden.

Der vergleichenden Untersuchung von **Proteinen** wurde in den letzten Jahren besonders starke Beachtung geschenkt. Hierbei ist der Systematiker an den verschiedensten Merkmalen des Proteinmoleküls interessiert, die beispielsweise Größe, Gestalt, Primärstruktur, Ladung, Lage des isoelektrischen Punktes, Art und Zahl der serologischen Determinanten betreffen. Schwerpunktmäßig standen folgende Methoden im Vordergrund:

(1) Elektrophoretische Unterscheidung von Isozymmustern
(2) Elektrophorese und Elektrofokussierung von Proteinen
(3) Sequenzanalyse
(4) Serologische Methoden

(1). In der Populationsanalyse sind elektrophoretisch gewonnene **Enzymmuster** von GOT, ADH, PGM und vielen anderen Enzymen unentbehrliche Marker geworden, insbesondere dann, wenn für die entsprechenden Genloci Allele festgestellt worden sind. Die unterschiedlichen Enzyme eines Genlocus («Allozyme») können in der Elektrophorese an etwas abweichender Laufstrecke erkannt werden («Polymorphie»); Abb. 4. Darüberhinaus läßt sich an diploiden Pflanzen die homo- oder heterozygote Ausprägung leicht nachweisen. Aus diesen Gründen eignen sich derartige Markerenzyme gut für eine Abschätzung der genetischen Variabilität in einer Population wie auch zur Analyse der genetischen Unterschiede zwischen Populationen. Diese stellvertretende Aufgabe der

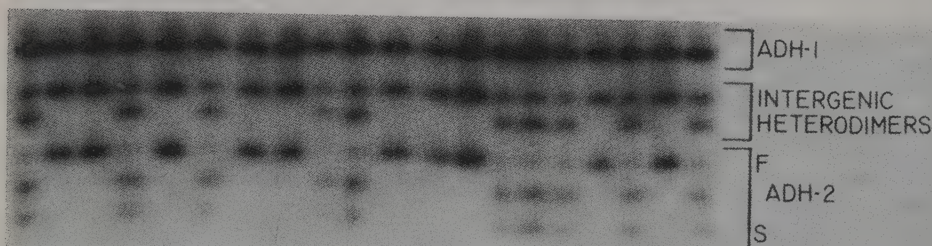
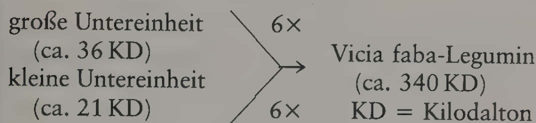


Abb. 4: ADH-Isozymmuster von 20 *Apium graveolens*-Genotypen. 2 Genloci: ADH-1 und ADH-2. ADH-2 besitzt 2 Allele, die sich als schnellaufende (F = fast) bzw. langsamlaufende Bande (S = slow) repräsentieren. Bei Heterozygoten kombinieren sich die beiden Polypeptide des dimeren Enzyms zu 3 Banden (ff, fs und ss). Zusätzlich treten Heterodimere aus ADH-1 und ADH-2 auf. (Nach Orton).

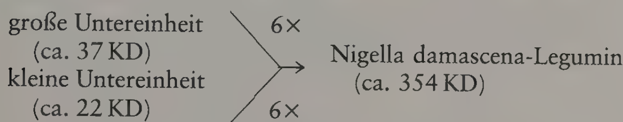
Allozyme wird dadurch erleichtert, daß bei ihnen Polymorphismus wesentlich häufiger als bei sichtbaren Merkmalen anzutreffen ist. Solche Methoden sind heute zur Untersuchung der infraspezifischen (gegebenenfalls auch infragenerischen) genetischen Struktur und der evolutiven Zusammenhänge zwischen solchen Taxa unverzichtbar. Verschiedentlich konnten auf diesem Wege bestimmte seltene Genduplikationen entdeckt werden; sie lassen monophyletische Entwicklungslinien erkennen und abtrennen.

(2). *Elektrophoretisch* getrennte und dann zur Sichtbarmachung angefärbte Proteine eines Gesamtextraktes können zur taxonomischen Charakterisierung von (ebenfalls in der Regel infraspezifischen) Sippen dienen. Auf diese Weise ist beispielsweise eine genaue Indizierung der Kartoffelsorten möglich geworden (s. S. 267).

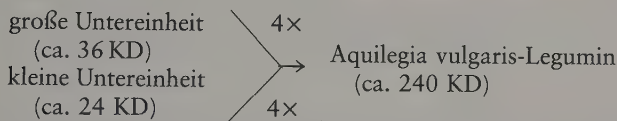
Unter besonderen technischen Bedingungen der Elektrophorese können Molekulargewichte homologer Proteine oder deren Untereinheiten in verschiedenen Taxa miteinander verglichen werden. Für das Legumin, das Hauptreserveprotein aus Samen dikotyler Pflanzen, ist bei *Vicia faba* die Struktur aufgeklärt und als $\alpha_6\beta_6$ bestimmt worden, d. h.:



Diese Zusammensetzung dürfte für das Legumin vieler dikotyler Pflanzen gültig sein. Für *Nigella damascena* (Ranunculaceae) beispielsweise gilt:



In den meisten Arten der Tribus Thalictreae (zu der z. B. die Akelei und die Wiesenraute gehören) ist allerdings eine abweichende Struktur festgestellt worden, z. B.



Beim Enzym Rubisco (= Ribulose-1,6-Bisphosphat-Carboxylase-Oxygenase) sind durch *Elektrofokussierung* der beiden Untereinheiten verschiedene Muster gefunden worden, die neue Aspekte in der Verwandtschaftsanalyse und Hinweise auf phylogenetische Zusammenhänge bei Brassicaceen, Solanaceen-Gattungen, *Gossypium* und einigen anderen Sippen geliefert haben (für *Nicotiana* vgl. S. 267). Da die große Untereinheit in Chloroplasten synthetisiert und das im Chloroplasten-Genom lokalisierte Gen mütterlich vererbt wird, sind die Muster der großen Untereinheiten in der Elektrofokussierung auch zum «Vaterschaftsnachweis» bei der hybridogenen Entstehung von Arten verwendet worden (für *Brassica* s. S. 214).

(3). Während die vergleichende **Sequenzanalyse** tierischer Proteine (Hämoglobin, Cytochrom c, Fibrinopeptide u. a.) zur Klärung phylogenetischer Zusammenhänge insbesondere bei Wirbeltieren beigetragen hat, wird die Bedeutung entsprechender Dendrogramme pflanzlicher Proteine (Cytochrom c, Plastocyanin, Ferredoxin, Rubisco) eher leicht skeptisch beurteilt. Zwar decken sich die Aussagen der Protein-Dendrogramme im Prinzip mit den Vorstellungen von den für real erachteten Verwandtschaftszusammenhängen bei Angiospermen, überraschende Abweichungen (z. B. die Stellung

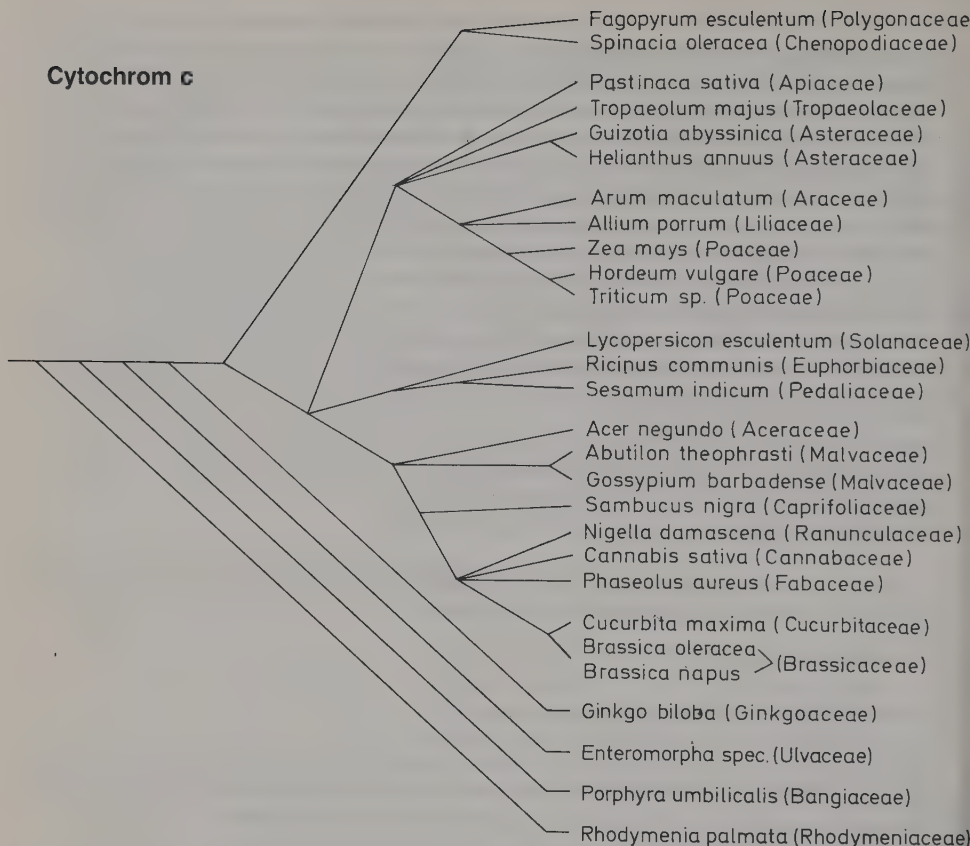


Abb. 5: Dendrogramm, das die Ähnlichkeit in der Aminosäurensequenz des Cytochrom c von 28 Arten verdeutlicht (nach Boulter, 1976).

von *Nigella* (Ranunculaceae) oder der monocotylen Pflanzen in Abb. 5) mahnen allerdings, solche vergleichenden Proteindaten nicht blindlings als unmittelbaren Ausdruck genetischer Verwandtschaft anzusehen. Es sind nämlich durchaus unterschiedliche Evolutionsgeschwindigkeiten selbst innerhalb eines geschlossenen kladistischen Systems denkbar und in Einzelfällen bereits nachgewiesen, wie auch unterschiedliche Präferenz von Aminosäuren-Austausch an bestimmten Positionen des Proteinmoleküls. Der Grund ist u. a. in einer ganz unterschiedlichen Funktionstüchtigkeit und damit einem unterschiedlichen Selektionswert der unterschiedlich substituierten Proteine zu sehen.

Dennoch zeigen die aufgrund der Sequenzierungsdaten erstellten kladistischen Systeme eine recht gute Übereinstimmung mit den anderweitig begründbaren phylogenetischen Vorstellungen: (a) die Einheitlichkeit der Familien bzw. Ordnungen (Abb. 5, insbesondere 6), wobei sich kleine Abweichungen (4 und 3 unter den Rosaceae, 12 und 13 gegenüber den übrigen Fabaceae in Abb. 6) auf relativ entfernte Verwandtschaftsbeziehungen zurückführen lassen; (b) die Einheitlichkeit der monocotylen Pflanzen (Abb. 5); (c) die separate Stellung der Entwicklungslinie Cornidae – Lamiidae mit den Dipsacales, Solanales und Scrophulariales (Abb. 6); (d) die (ursprüngliche?) Sonderstellung der Caryophyllidae (Abb. 5).

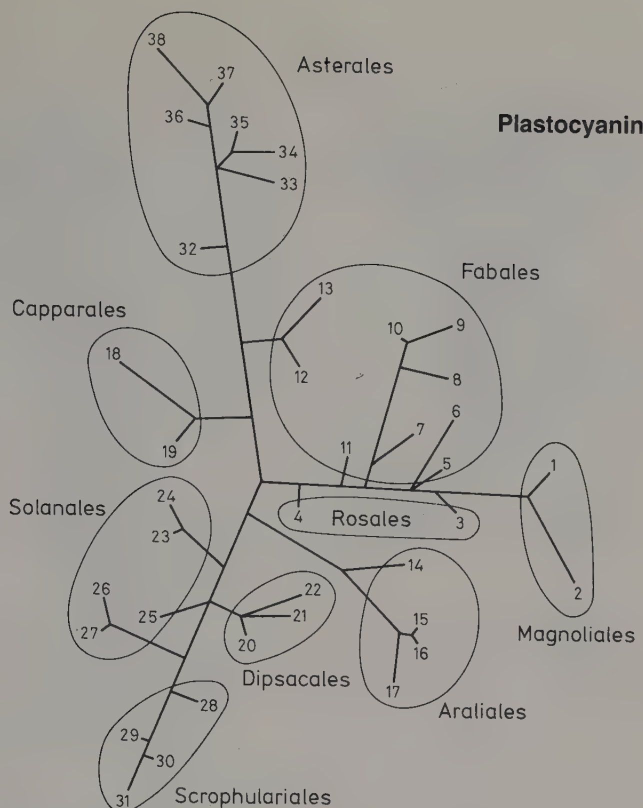


Abb. 6: Darstellung der Ähnlichkeiten in der Aminosäurensequenzierung bei Plastocyanin von dikotylen Angiospermen (nach BOULTER et al., 1979).
1, 2 Magnoliaceae: 1 *Magnolia soulangeana*, 2 *Liriodendron tulipifera*; 3, 4 Rosaceae: 3 *Prunus serrulata splendens*, 4 *Crataegus monogyna*; 5–13 Fabaceae: 5 *Robinia pseudacacia*, 6 *Daviesia latifolia*, 7 *Cytisus battendieri*, 8 *Pisum sativum*, 9 *Trifolium medium*, 10 *Vicia faba*, 11 *Lupinus* spec. 12 *Vigna radiata*, 13 *Phaseolus vulgaris*; 14–17 Apiaceae: 14 *Anthriscus sylvestris*, 15 *Heracleum sphondylium* und *H. mantegazzianum*, 16 *Pastinaca sativa*, 17 *Aegopodium podagraria*; 18–19: Brassicaceae: 18 *Brassica oleracea* (zwei Kohlsorten), 19 *Capsella bursa-pastoris*; 20–22 Caprifoliaceae: 20 *Viburnum tinus*, 21 *Sambucus nigra*, 22 *Lonicera periclymenum*; 23–27 Solanaceae: 23 *Nicotiana tabacum*, 24 *Solanum crispum*, 25 *Capsicum frutescens*, 26 *Solanum tuberosum*, 27 *Lycopersicum esculentum*; 28–31 Scrophulariaceae und Plantaginaceae: 28 *Verbascum thapsus*, 29 *Plantago major*, 30 *Digitalis purpurea*, 31 *Antirrhinum majus*; 32–38 Asteraceae: 32 *Cirsium vulgare*, 33 *Rudbeckia* spec. 34 *Hieracium* spec., 35 *Bellis perennis*, 36 *Senecio vulgaris*, 37 *Tussilago farfara*, 38 *Ursinia anethoides*.

(4). Ein Vergleich **serologischer Merkmale** gestattet, mit weitaus geringerem technischen Aufwand allerdings nur von Teilen der Proteinkette Informationen zu erlangen. Serologische Merkmale nämlich sind solche Bezirke oder Gruppierungen der Proteinmoleküle, die in einem Wirbeltier die Bildung spezifischer Antikörper veranlassen. Diese Proteinabschnitte bestimmter Konfiguration werden als Determinanten (= Epitope) bezeichnet. Man schätzt heute, daß sie bei Sphäroproteinen einen Bereich von etwa 5–15 Aminosäuren umfassen.

A

50 100

Phaseolus aureus
P. mungo
P. aconitifolius
P. angularis
P. semierectus
P. atropurpureus
P. calcaratus I
P. calcaratus II
P. pilosus
P. geophilus
P. calcaratus III
P. lathyroides I
P. lathyroides II
P. bracteatus
P. lunatus I
P. lunatus II
P. lunatus III
P. lunatus IV
P. vulgaris ssp. vulgaris
P. acutifolius
P. vulg. ssp. aborigineus I
P. vulg. ssp. aborigineus II
P. vulg. ssp. aborigineus III
P. coccineus

B

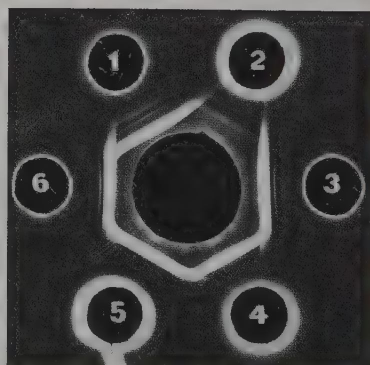
50 100

Phaseolus vulgaris
P. vulgaris
P. vulgaris
P. vulg. ssp. aborigineus I
P. vulg. ssp. aborigineus II
P. vulg. ssp. aborigineus III
P. coccineus
P. acutifolius
P. aconitifolius
P. lunatus I
P. lunatus II
P. lunatus III
P. lunatus IV
P. geophilus
P. angularis
P. mungo
P. atropurpureus
P. calcaratus I
P. calcaratus II
P. calcaratus III
P. aureus
P. semierectus
P. lathyroides I
P. lathyroides II
P. bracteatus

C

Antiserum Ph. cocc / Antigen	vorabgesättigt mit					
	Phaseolus				Pis.	Pin.
	coc.	vul.	cal.	sem.	sat.	pin.
Phaseolus coccineus	○	—	⧺	⧺	⧺	⧺
Phaseolus vulgaris	—	○	⧺	⧺	⧺	⧺
Phaseolus calcaratus	—	—	○	—	+	+
Phaseolus semierectus	—	—	—	○	+	+
Pisum sativum	—	—	—	—	○	+
Pinus pinea	—	—	—	—	—	○

D



Für Arbeiten mit systematischer Zielsetzung wird die Verteilung strukturähnlicher Determinanten bestimmter Proteine bei den verschiedenen Taxa vergleichend untersucht, wobei der Nachweis indirekt über ihre in entsprechenden Immunseren enthaltenen Antikörper erfolgt. Die spezifische Antigen-Antikörper-Reaktion wird meist als Präzipitation unter Einbeziehung herkömmlicher serologischer Methoden wie Immunodiffusion, Immunelektrophorese und Vorabsättigungsverfahren durchgeführt und ausgewertet (Abb. 7).

Interessanterweise haben sich in langer Tradition die Samenproteine als besonders signifikant erwiesen, sei es, daß man die – im einzelnen unbekannte – Gesamtheit der Samenproteine, sei es, daß man die isolierten Hauptreserveproteine bei verschiedenen Taxa miteinander verglich. Für die hohe systematische Bedeutung gerade der Reserveproteine mag der mit einer geringen Funktionsbezogenheit der Reserveproteinstrukturen zusammenhängende Selektionsdruck verantwortlich sein. Solche mit serologischen Methoden erarbeiteten Daten haben insbesondere für die Verwandtschaftszusammenhänge bei Magnoliales, Ranunculaceen, Fagales, Fabaceen (Abb. 7), Brassicaceen, Solanaceen und Lilianae wichtige Beiträge geliefert. Viele von ihnen haben in den Text dieses Buches Eingang gefunden. Zusammenfassende Darstellungen aus neuerer Zeit gaben FAIRBROTHERS et al. (1975, 1983), JENSEN (1981) und SMITH (1976). DAHLGREN (1983) gab unlängst einen Überblick über neuere serologische Daten und ihre Bedeutung für die Verwandtschaftsanalyse bei Angiospermen.

Abb. 7: Serologischer Vergleich von Bohnenarten der Alten und Neuen Welt. A, B. Quantitativer Ringtest nach KLOZ. Referenz-Präzipitationsreaktion gleich 100% gesetzt. A. Präzipitation mit einem Antiserum gegen einen Extrakt von Samenproteinen aus *Phaseolus aureus*. B. Präzipitation mit einem Antiserum gegen einen Extrakt von Samenproteinen aus *Phaseolus vulgaris* (Gartenbohne). Man erkennt die unterschiedliche Reaktivität der – großsamigen – amerikanischen Arten (*Phaseolus vulgaris* mit der Wildsippe ssp. *aborigineus, P. coccineus, P. acutifolius*) gegenüber den – meist sehr kleinsamigen – asiatischen und südamerikanischen Arten, die man neuerdings als Gattungen *Vigna* bzw. *Macroptilium* abtrennt. Nur die Mondbohne *P. lunatus* ist von beiden Gruppen deutlich getrennt.

C. Nachweis der serologischen Ähnlichkeiten durch Vorabsättigung (Absorption) eines *Phaseolus coccineus*-Antiserums durch Antigene von 6 Arten verschiedenen Verwandtschaftsgrades. Durch Vorabsättigung mittels *P. coccineus*- oder *P. vulgaris*-Samenproteinmaterials (beide waren im Experiment identisch) wurden alle übrigen Reaktionen verhindert. Auch *P. calcaratus* und *P. semierectus* erwiesen sich in diesem Experiment als identisch. Deutlich ist die Ähnlichkeitsabstufung *P. coccineus, P. vulgaris* – *P. calcaratus, P. semierectus* – *Pisum sativum* – *Pinus pinea* zu erkennen.

o Kontrollreaktion (immer negativ)
− negative Reaktion
+ schwach positive Reaktion
++ stark positive Reaktion

D. Vergleich serologischer Reaktivitäten im sog. OUCHTERLONY-Test. Die Antikörper im Mittelloch (Antiserum gegen Samenproteine aus *Phaseolus* (= *Vigna*) *caracalla*) und Antigene aus den umliegenden Löchern diffundierten aufeinander zu und bildeten Präzipitatlinien, zum Teil mit deutlichen Spornen. Man erkennt deutlich die Ähnlichkeitsabstufungen zwischen den *Vigna*- und *Macroptilium*-Arten gegenüber *Phaseolus anisotrichus* und – noch stärker – gegenüber *P. vulgaris*.

1 = *Phaseolus anisotrichus*
2 = *Phaseolus vulgaris*
3 = *Phaseolus caracalla* (= *Vigna caracalla*)
4 = *Phaseolus calcaratus (Vigna umbellata)*
5 = *Phaseolus bracteatus (Macroptilium bracteatum)*

A, B nach KLOZ, C Original, D nach KLOZOVA.

Literatur zu den einleitenden Kapiteln

Allgemeine Systematik und Phylogenie

Davis, P. H. and V. H. Heywood: Principles of angiosperm taxonomy. v. Nostrand Comp., Princeton, N. J., New York, 1967.

Hennig, W.: Phylogenetische Systematik. Parey-Verlag, Berlin, Hamburg, 1982.

Heywood, V. H.: Taxonomie der Pflanzen. G. Fischer-Verlag, Jena und Stuttgart, 1971.

Kaplan, R. W.: Der Ursprung des Lebens. Thieme-Verlag, Stuttgart, 1978. (Taschenbuch.)

Mägdefrau, K.: Paläobiologie der Pflanzen. G. Fischer-Verlag, Jena u. Stuttgart, 1968.

Weberling, F. und H. O. Schwantes: Pflanzensystematik. Ulmer-Verlag, Stuttgart, 1979. (Taschenbuch.)

Wiley, E. O.: Phylogenetics. The theory and practice of phylogenetic systematics. John Wiley and Sons, New York, 1981.

Systeme und Systematik der Angiospermen

Cronquist, A.: An integrated system of classification of flowering plants. Columbia University Press, New York, 1981.

Ehrendorfer, F. and R. Dahlgren (eds.): New evidence of relationships and modern systems of classifications of the angiosperms. Proc. Int. Bot. Congr. Sydney. Nord. J. Bot. 3: 1–155, 1982.

Huber, H.: Die zweikeimblättrigen Gehölze im System der Angiospermen. Mitt. Bot. München 18: 59–78, 1982.

Rohweder, O. und P. K. Endress: Samenpflanzen. G. Thieme-Verlag, Stuttgart, New York, 1983.

Takhtajan, A. L.: Outline of the classification of flowering plants. The Botanical Review 46: 226–359, 1980.

Chemotaxonomie

Bisby, F. A., J. G. Vaughan and C. A. Wright (eds): Chemosystematics: principles and practice. Academic Press, London, New York, Toronto, Sydney, San Francisco, 1980.

Boulter, D. and B. Parthier (eds.): Nucleic acids and proteins in plants I. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 1982.

DeCandolle, A. P.: Essai sur le propriétes medicales des Plantes, comparées avec leur formes extérieurs et leur classification naturelle. Edn. I. Méquignon, Paris, 1804.

Cronquist, A.: The taxonomic significance of the structure of plant proteins: A classical taxonomists view. Brittonia 28: 1–27, 1976.

Dahlgren, R.: The importance of modern serological research for angiosperm classification. In: Jensen, U. und D. E. Fairbrothers (eds.) Proteins and nucleic acids in plant systematics. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 1983.

Fairbrothers, D. E.: Evidence from nucleic acid and protein chemistry, in particular serology, in angiosperm classification. In: Ehrendorfer, F. and R. Dahlgren (eds.) New evidence of relationships and modern systems of classifications of the angiosperms. Nordic. J. Bot. 3: 35–41, 1983.

Fairbrothers, D. E., T. J. Mabry, R. L. Scogin and B. L. Turner: The bases of angiosperm phylogeny: Chemotaxonomy. Ann. Missouri Bot. Gard. 62: 765–800, 1975.

Gibbs, R. D.: Chemotaxonomy of flowering plants. McGill-Queen's University Press, Montreal, 1974.

Gottlieb, O. R.: Micromolecular evolution, systematics and ecology. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 1982.

Greshoff, M.: Aperçu du premier rapport du laboratoire chimico-pharmacologique du Jardin Botanique de l'Etat de Buitenzorg. Annals Jard. bot. Buitenzorg 9: 247–260, 1891.

Harborne, J. B. and C. F. Van Sumere (eds.): The chemistry and biochemistry of plant proteins. Academic Press, London, New York, San Francisco, 1975.

Harborne, J. B. and B. L. Turner: Plant chemosystematics. Academic Press, London, New York, San Francisco, 1984.

Hegnauer, R.: Chemotaxonomie der Pflanzen. Birkhäuser-Verlag, Basel, Stuttgart, 1962 ff.

HEGNAUER, R.: Pflanzenstoffe und Pflanzensystematik. Naturwiss. 58: 585–598, 1971.
JENSEN, U.: Proteins in plant evolution and systematics. In: Fortschr. der Botanik. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 1981.
JENSEN, U. and D. E. FAIRBROTHERS (eds): Proteins and nucleid acids in plant systematics. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 1983.
KUBITZKI, K.: Chemosystematische Betrachtungen zur Großgliederung der Dicotylen. Taxon 18: 360–368, 1969.
KUBITZKI, K. and O. R. GOTTLIEB: Phytochemical aspects of angiosperm origin and evolution. Act. Bot. Neerland. 33: 457–468, 1984.
KUBITZKI, K. and O. R. GOTTLIEB: Micromolecular patterns and the evolution and major classification of Angiosperms. Taxon 33: 375–391, 1984.
SMITH, P. M.: The chemotaxonomy of plants. Arnold Publ., London, 1976.
SYTSMA, K. J. and B. A. SCHAAL: Phylogenetics of the *Lisianthius skinneri* (Gentianaceae) species complex in Panama utilizing DNA-restriction fragment analysis. Evolution 39, 1985.
TEUSCHER, E. Zur möglichen Funktion von Sekundärstoffen in biologischen Systemen. In: CZYGAN, F.-C. (ed.): Biogene Arzneistoffe, Vieweg, Braunschweig/Wiesbaden, 1984.

Das System der Pflanzen

Wir können zwei Organisationstypen der Organismen unterscheiden mit grundsätzlich verschiedener Bauplan-Struktur, die Prokaryoten und Eukaryoten. Unter den Prokaryoten lassen sich nach neuesten Erkenntnissen zumindest zwei phylogenetisch distinkte «Reiche» unterscheiden, nämlich die Archaebacteriae und Eubacteriae. Ihnen kann man die hypothetischen Proto-Eukaryotae zur Seite stellen, aus denen sich die Eukaryoten als phylogenetische Chimären entwickelten. Hierbei wurden – wohl mehrfach und unabhängig voneinander – symbiotisch Chloroplasten und Mitochondrien in die proto-eukaryotische Grundzelle einbezogen, während sich bei zunehmender Kompartimentierung ein echter Zellkern konstituierte. Es entstanden wiederum drei «Reiche», die Animalia (Tiere), Fungi (Pilze) und die (grünen) Plantae (Pflanzen). Die letzteren wollen wir in den Mittelpunkt der Darstellung dieses Buches rücken. Vgl. Abb. 8.

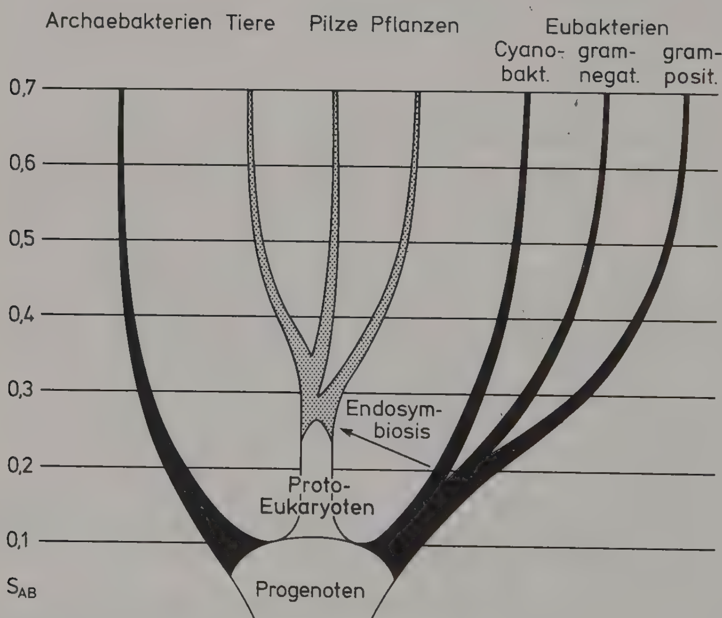


Abb. 8: Großgliederung des Organismenreiches auf der Grundlage der S_{AB}-Werte, d. h. Ähnlichkeit in der Basensequenz der rRNA (vorwiegend 5S und 18S rRNA). Schwarz: Prokaryoten; gerastert: Eukaryoten.

Prokaryota (≙ Bakterien s. l.)

Die Prokaryoten besitzen kleine, meist unter 10 µm große Zellen in Form von Kugeln («Kokken») oder Stäbchen («Bazillen»); sie sind gerade, gekrümmt oder schraubig gedreht («Spirillen»). Manche bleiben nach der Teilung miteinander verbunden und bilden Zellaggregate oder einfache bzw. verzweigte Fäden.

Der prokaryotischen Zelle (Abb. 9) fehlt die ausgeprägte Unterteilung in distinkte Reaktionsräume («Kompartimente»). Ein echter, durch die Kernmembran abgegrenzter Zellkern mit Nukleolus, Chromosomen und Kernspindel fehlt (daher: **Prokaryota; Akaryobiota**). DNA kommt aber in einer «Kernregion», die elektronenoptisch weniger dicht erscheint als das umgebende Cytoplasma, in fädigen, manchmal ringförmig geschlossenen Strukturen («Bakterienchromosom»; «Genophor») vor. Außer dem Genophor findet man in Bakterien noch kleinere, zur selbständigen Replikation befähigte DNA-Ringe, sog. Plasmide, die in der Gentechnologie zur Übertragung und Vermehrung externer Gene erhebliche Bedeutung erlangt haben.

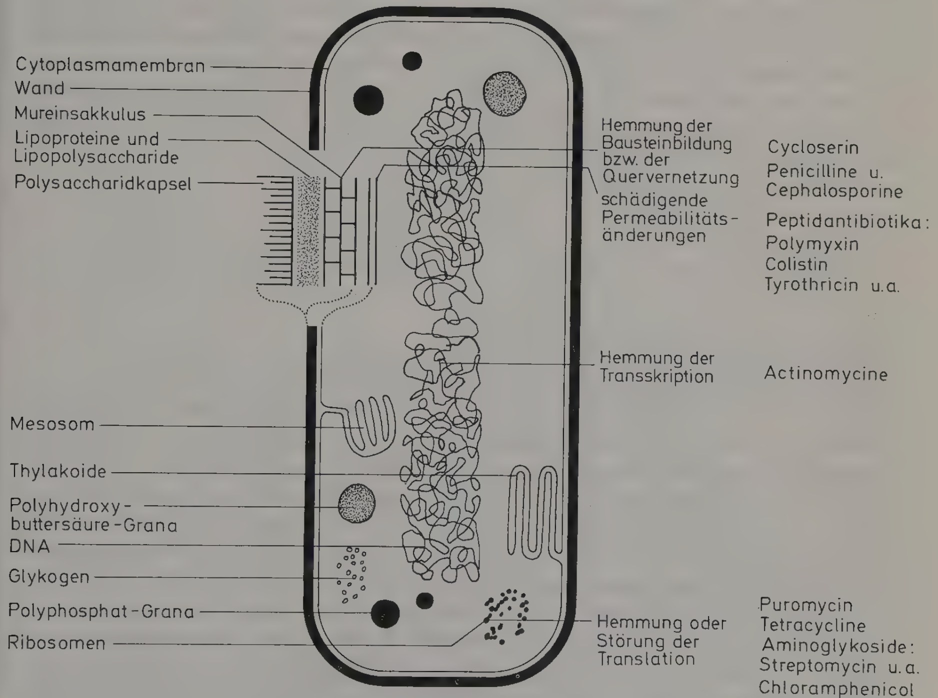


Abb. 9: Prokaryotische Zelle in schematischer Darstellung (links Wand mit Ausschnittvergrößerung) mit Hinweisen auf Angriffspunkte von wichtigen Antibiotika.

Wegen des Fehlens von Hüllmembranen kann ferner nicht von echten Plastiden und Mitochondrien gesprochen werden. Bei autotrophen Formen sind die Assimilationspigmente zwar auch in Membrankörpern («Mesosomen») lokalisiert, die zudem in Form von Thylakoid-Stapeln angeordnet sein können, doch fehlt ihnen eine abgrenzende Doppelmembran.

Die **Ribosomen** sind 70 S*-Partikel und entsprechen damit den in Chloroplasten und Mitochondrien der Eukaryoten gefundenen, deren cytoplasmatische Ribosomen im Gegensatz dazu aber 80 S-Partikel sind. Dieser Unterschied dürfte die weitgehend spezifische Wirkung derjenigen Antibiotika, die die Proteinsynthese der bakteriellen, nicht jedoch der eukaryotischen Zelle hemmen, erklären (Chloramphenicol, Streptomycin, Tetracycline); vgl. auch Abb. 9.

Die Grenze des Cytoplasmas gegen die Zellwand bildet eine «**Cytoplasmamembran**» genannte Elementarmembran aus (Phospho-)Lipoproteiden. Sie verfügt über Enzyme des aktiven Transports und spezifische Permeasen und kontrolliert somit den Ein- und Austritt von Stoffen, ist aber auch Sitz noch weiterer Enzymsysteme. Antibiotika wie Polymyxin oder Colistin haben hier ihren Angriffspunkt (Veränderung der Permeabilität).

Das Stützskelett der Wand prokaryotischer Zellen ist aus verschiedenen heteropolymeren Substanzen aufgebaut, die bei Eukaryoten bisher nicht gefunden worden sind.

Der (Primär-)**Stoffwechsel** der Bakterien weist eine viel größere Mannigfaltigkeit auf als der der höheren Pflanzen. Bei diesen niederen Organismen manifestiert sich eine bemerkenswerte genetische Mutabilität und Variabilität in einer Fülle abgewandelter Enzymsysteme und demgemäß unterschiedlicher physiologischer Prozesse bzw. ökologischer Adaptationen. Die Prokaryoten sind chemotroph oder phototroph hinsichtlich der Art der Energiegewinnung, autotroph oder heterotroph hinsichtlich der Art der Energienutzung, aerob oder anaerob (fakultativ oder obligat) hinsichtlich ihrer Abhängigkeit vom Sauerstoff; sie können Luftstickstoff binden oder unter extremen Bedingungen (Temperatur, pH, Ionenkonzentration) leben. Neben Symbioten findet man Parasiten (viele Krankheitserreger) oder Saprophyten.

Neben den Pilzen sind es insbesondere Eubakterien (u. a. *Streptomyces*-Arten), die die «Mikroflora» des Bodens bilden und für die Zersetzung abgestorbenen organischen Materials und die damit verbundenen vielfältigen Prozesse der Um- und Neubildung von Stoffen (z. B. bei der Humusbildung) verantwortlich sind. Man schätzt ihre Zahl je nach Bodenart auf 10–30 Milliarden Bakterien pro 1 g Boden. Manche nichtnatürlichen («umweltfeindlichen») Produkte (Plastikstoffe!) werden dagegen in der Regel nicht zersetzt.

Als Reservestoffe werden vielfach Lipide und Lipoide gespeichert: Neutralfette, Wachse (bei Mycobakterien) und Granula, die aus Polyphosphaten oder Polyhydroxybuttersäure bestehen.

Die **Vermehrung** der Prokaryota erfolgt nur vegetativ und zwar überwiegend durch Zweiteilung («binäre Spaltung»). Allerdings sind in neuerer Zeit bei Bakterien sog. parasexuelle Vorgänge bekannt geworden, bei denen Genmaterial aus einem Bakterium in ein anderes übertragen wird («Transformation», «Konjugation»). Von Interesse ist in diesem Zusammenhang die Möglichkeit der Übertragung von Resistenzgenen der Plasmide, wie sie von resistenten *E. coli*-Bakterien des Darmes auf Ruhrerreger aus der Gattung *Shigella* aufgedeckt wurde, gegen die sich mehrere Antibiotika als unwirksam erwiesen hatten. Von besonderer Bedeutung dürften Versuche sein, durch «genetic engineering» zur Synthese von Proteinen eukaryotischer Organismen und damit zu einer mikrobiellen Gewinnung sonst nur schwer zugänglicher Substanzen zu kommen. So konnte z. B. die Bildung des menschlichen Wachstumshormons Somatotropin,

* S = Svedberg-Einheit, ein Maß für die Sedimentationsgeschwindigkeit in der Ultrazentrifuge.

ferner des Somatostatins, des Insulins oder auch von Interferon nach Einschleusung entsprechender Plasmid-gekoppelter Gene in *E. coli* erreicht werden. Während «bakterielles Humaninsulin» bereits in den Handel gebracht worden ist, dürfte eine ökonomisch vertretbare Produktion auch anderer Stoffe (Hormone, Endorphine, Impfstoffe) in absehbarer Zeit zu erwarten sein.

1. Abteilung. Archaebacteriae

Die Abspaltung der Archaebakterien erfolgte noch vor der Differenzierung der Cyanobakterien (Abb. 8), d. h. vor mehr als 3 Milliarden Jahren – so weit dies aus den Ähnlichkeiten in der rRNA erschlossen werden darf. Zu jener Zeit bestand noch eine weitgehend reduzierende Ur-Atmosphäre. Die methanproduzierenden **Methanobakterien** jener Zeit konnten in ökologischen Nischen (Faulschlamm, Pansen) sich bis heute erhalten. In Salinen und Salzseen leben die **halophilen** Archaebakterien (*Halococcus, Halobacterium*), die mindestens 12% NaCl im Medium benötigen. Schließlich trifft man die **thermoacidophilen** Vertreter an andersartigen Grenzstandorten: *Sulfolobus acidocaldarius* gedeiht in den heißen (80–90° C) Schwefelquellen vulkanisch aktiver Gebiete (z. B. Yellowstone-Nationalpark) bei pH-Werten zwischen 1 und 3.

Die Archaebakterien besitzen Zellwände aus protein- oder polysaccharidartigen Substanzen, niemals aber aus Murein. Infolgedessen gelingt weder durch Penicilline noch durch D-Cycloserin eine Wachstumshemmung (vgl. Abb. 9). Die Membranen der Archaebakterien führen im Gegensatz zu denen der Eubakterien und Eukaryoten als Hauptkomponente Glycerolipide, bei denen langkettige aliphatische Alkohole mit Glycerin veräthert sind. Schließlich wurden spezifische t-RNA's und RNA-Polymerasen-Strukturen entdeckt.

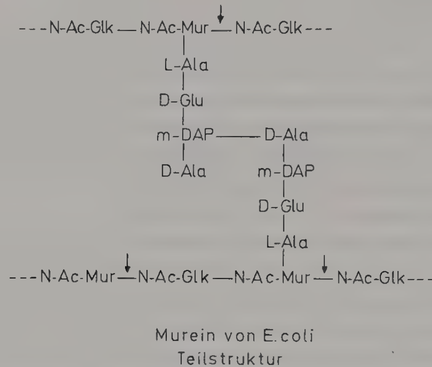
Die Kenntnis der Archaebakterien als eine geschlossene phyletische Gruppe ist noch nicht 10 Jahre alt; eine sinnvolle taxonomische Gliederung steht noch aus.

2. Abteilung. Eubacteriae

Die Eubakterien stellen die Masse der heute lebenden grünen wie nichtgrünen Bakterien dar. In ihren Zellwänden ist im Unterschied zu den Archaebakterien das charakteristische *Mureingerüst* entwickelt. Hierbei sind N-Acetylglukosamin (N-Ac-Glk) und N-Acetylmuraminsäure (N-Ac-Mur), ein Milchsäureäther des N-Acetylglukosamins, in 1,4-glykosidischer Bindung zu linearen Ketten verknüpft. Die Quervernetzung solcher «Muropolysaccharidketten» erfolgt durch Aminosäuren, die untereinander und mit dem Laktylrest der Muraminsäure durch Peptidbindungen verbunden sind. In diesen auch als «Peptidoglykane» bezeichneten Makromolekülen finden sich außer ubiquitären L-Aminosäuren als typische Bausteine auch nichtproteinogene Aminosäuren wie D-Glutaminsäure, D-Alanin, m-Diaminopimelinsäure (DAP) oder Diaminobuttersäure. Die die Bakterienzelle umschließende, aus einem Riesenmolekül bestehende Mureinschicht wird auch als (Murein-)Sakkulus bezeichnet.

Die Mureinstrukturen können von unterschiedlicher Art und dann taxonomisch bedeutsam sein (z. B. Unterscheidung der gram-negativen und gram-positiven Bakterien).

Die Kenntnis vom Bau der Peptidoglykane ist aber nicht nur vom taxonomischen, sondern auch vom medizinisch-pharmazeutischen Standpunkt von Interesse, weil einige Antibiotika spezifische Inhibitoren der bakteriellen Zellwandsynthese sind. Erkenntnisse über den Bau des bakteriellen Zellwandstützskeletts, einer Struktur also, die bei Eukaryoten (also auch beim Menschen) unbekannt ist, haben daher auch das Verständnis für den Wirkungsmechanismus insbesondere der Penicilline und Cephalosporine (s. S. 40) und anderer Antibiotika gefördert. Während diese biogenen Substanzen den Aufbau des Mureingerüsts hemmen (vgl. dazu auch Abb. 9), sind auch Endopeptidasen bekannt, die durch Spaltung der Peptidquervernetzungen zu einem Abbau des Mureins führen können.



Murein von E. coli
Teilstruktur

Eine Spaltung der 1,4-Bindungen der Saccharidketten (vgl. Pfeil in der Mureinformel) bewirkt das Lysozym, ein Enzym, das in verschiedenen Körperflüssigkeiten des Menschen vorkommt und wegen seiner baktericiden Wirkungen auch therapeutisch genutzt wird.

Auf das Mureingrundgerüst der Bakterienzellwand sind verschiedenartige Schichten aus Lipoproteiden, Lipopolysacchariden und Phospholipiden aufgelagert, deren unterschiedliche Zusammensetzung und Dicke Ursache des verschiedenartigen Verhaltens bei der sogenannten Gram-Färbung ist. Bestandteile dieser Schichten, die beim Zerfall der Bakterien freigesetzt werden können, sind auch für die oftmals starken toxischen Wirkungen verantwortlich («Endotoxine»). Außerhalb der eigentlichen Zellwand finden sich bei vielen Bakterien, den sog. S-Formen (smooth = glatt) weitere Schichten hydrophilen Materials, die je nach Beschaffenheit als Kapseln oder Schleimhüllen bezeichnet werden. Die kapselfreien Bakterien sind die R-Formen (rough = rauh).

Im Hinblick auf die von ihnen gebildeten Stoffe sind Bakterien aus folgenden Gründen von Interesse:

- Sie bilden Toxine («Exotoxine») und sind Erreger von Krankheiten.
- Stoffwechselprodukte werden medizinisch oder technisch genutzt: z. B. Antibiotika, Dextrane, organische Säuren, Enzyme (Proteasen, Lipasen als Waschmittelzusätze) u. a.

Infolge der geringen morphologischen Differenzierungen ist eine überzeugende Klassifizierung der Bakterien schwer, eine natürliche (Verwandtschafts-)Gruppierung darüber hinaus heute noch unmöglich. Die Verwendung der binären Nomenklatur täuscht eine Ähnlichkeit mit Klassifikationsprinzipien bei höheren Organismen vor.

Darüberhinaus hat sich bei den molekularen Merkmalsvergleichen (DNA, RNA, Cytochrom c) herausgestellt, daß morphologische Charakteristika wie Zellform, Art der Zellteilung, ja sogar Fehlen der Zellwand offensichtlich unabhängig voneinander in der Phylogenie erworben sein konnten. Selbst das Mycoplasma-Stadium scheint nicht

in einer Entwicklungsgruppe erreicht worden zu sein. Insofern wird man hier (wie in Zukunft auch bei den höheren Organismen) mit der Frage konfrontiert, welche Bewertung man für die phylogenetische Entwicklung höher ansetzt: die Evolutionszeit, die sich aus der Feststellung molekularer Ähnlichkeiten errechnet oder die evolutionäre Progression als Ausdruck für die durchlaufene phänotypische Veränderung. Die Abb. 10 demonstriert durch die 16 S rRNA-Sequenzähnlichkeiten mögliche phylogenetische Verwandtschaftsbeziehungen und zeigt gleichzeitig die durch weitere Erkenntnisse erhärteten engen Beziehungen zwischen Cyanobakterien und eukaryotischen Chloroplasten auf.

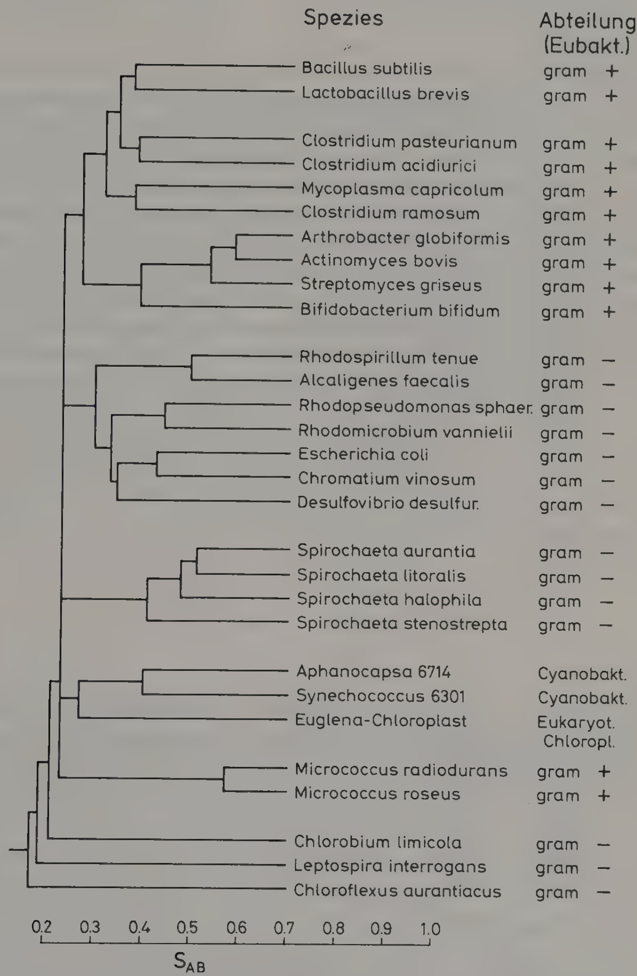


Abb. 10: Dendrogramm molekularer Ähnlichkeiten von Bakterien auf der Basis der 16 S rRNA (nach Fox et al., 1980). Zur Berechnung von S_{AB} siehe S. 12).

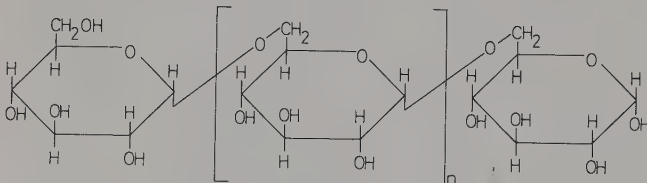
1. Klasse: gram-positive Eubakterien

Die gram-positiven Eubakterien haben einen mehrschichtigen Mureinsakkulus. Am Trockengewicht der Zellwand hat er einen Anteil von 30 bis 70%. Die Gramfarbstoffe lassen sich nicht auswaschen. Die äußere Lipoprotein- und Lipopolysaccharidhülle ist nur schwach entwickelt. Im Mureingerüst ist die Diaminopimelinsäure häufig durch Lysin ersetzt. Vielfach sind die polymeren Teichonsäuren über eine Phosphodiesterbindung mit der Muraminsäure verknüpft.

Unter den gram-positiven Eubakterien finden sich die pharmazeutisch durch ihre Antibiotika-Produktion genutzten Bazillen und Actinomyceten. Letztere sind in der morphologischen Entwicklung durch Bildung von verzweigt-fädigen Mycelien am weitesten fortgeschritten.

Einige Vertreter:

Streptococcaceae und **Lactobacillaceae:** Viele Milchsäurebakterien (Silage, Sauerkraut, Quark, Joghurt). Erhebliche Bedeutung vom medizinisch-pharmazeutischen Standpunkt besitzen *Leuconostoc mesenteroides* und *L. dextranicum* (Lactobacillaceae): Die von ihnen produzierten Stoffwechselprodukte (Dextrane) sind Polyglukane, die – nach Spaltung von Saccharose – aus Glukoseresten unter der Einwirkung einer extrazellulären Transglukosidase (Dextransucrase) durch α-1,6-Verknüpfung aufgebaut werden (Quervernetzungen durch 1,3- und 1,4-Bindungen). Während hochmolekulare Dextrane in der Lebensmittelindustrie als Quellmittel und Stabilisatoren eine Rolle spielen, werden Dextranfraktionen mit einem Mol-Gewicht von ca. 75 000 zur Herstellung von Blutersatzflüssigkeiten viel gebraucht. Vernetzte Dextrane finden in zunehmendem Umfange auch als Molekularsiebe zur Trennung von Stoffgemischen nach ihrer Molekülgröße Verwendung («Gelfiltration», «Gelchromatographie»).



Dextran

Bacillaceae: Zu dieser Familie werden Bakterien gestellt, die in einem komplizierten Differenzierungsprozeß Endosporen zu bilden vermögen und in dieser vor allem hitzeresistenten Form latenten Lebens längere Zeiten überdauern. Wichtige Krankheitserreger finden sich vor allem in der Gattung *Clostridium* mit den Erregern des Gasbrands, des Tetanus (*Cl. tetani*) und des Botulismus (*Cl. botulinum*). Das Botulismus-Toxin gehört zu den wirksamsten biologischen Toxinen, die wir kennen (0,1 Mikrogramm peroral = Dosis letalis).

Der Gattung *Bacillus* gehören auch Vertreter an, die therapeutisch genutzte Antibiotika produzieren:

Bacillus brevis: Tyrothricin
Bacillus licheniformis: Bacitracin
Bacillus polymyxa: Polymyxin
Bacillus colistinus: Colistin

Alle diese Verbindungen gehören zur Gruppe der sogenannten Peptid-Antibiotika, d. h. sie sind aus Aminosäuren (z. T. mit ungewöhnlicher Konfiguration) aufgebaute, zyklische Oligopeptide.

B. licheniformis wird auch zur Gewinnung von Penicillinase (β-Lactamase) herangezogen, die zur Inaktivierung des Penicillins (z. B. bei einer Penicillinallergie) gebraucht wird.

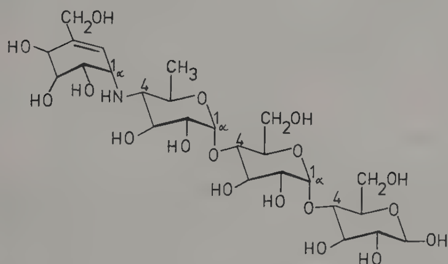
Actinomycetales. Zu dieser Ordnung werden die vorwiegend aerob lebenden grampositiven Bodenbakterien (nur wenige sind menschenpathogen) gestellt, die unter Kulturbedingungen echte Verzweigungen und Mycelien (irreführender Name «Strahlenpilze») bilden können. Sie gehen mit einer Reihe von höheren Pflanzen Wurzelsymbiosen ein (Elaeagnaceae, *Alnus, Myrica*).

Actinomyceten haben vor allem wegen der von ihnen gebildeten Antibiotika eine erhebliche Bedeutung erlangt. Als Arzneimittel genutzte Antibiotika produzieren z. B.:

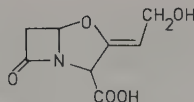
Streptomyces antibioticus: Oleandomycin
Streptomyces aureofaciens: Aureomycin
Streptomyces erythreus: Erythromycin
Streptomyces fradiae: Neomycin
Streptomyces griseus: Streptomycin
Micromonospora spec.: Gentamycin
St. kanamyceticus: Kanamycin
St. niveus: Novobiocin
St. nourseri: Nystatin
St. rimosus: Terramycin
St. viridifaciens: Tetracyclin
St. spec.: Actinomycine

Diese Aufzählung, die nur eine Auswahl bedeutet, soll die Vielzahl der von Actinomyceten produzierten, antibiotisch wirksamen Substanzen aufzeigen. Abgesehen von den schon länger bekannten cancerostatischen Verbindungen wie z. B. den Anthracyclinen Daunomycin und Adriamycin (*St. peuceticus*), dem Bleomycin von *St. verticillus* oder dem Mitomycin C (*St. caespitosus*) sind in der letzten Zeit weitere Stoffwechselprodukte von Actinomyceten mit interessanten Wirkungen gefunden worden:

Von *Streptomyces clavuligerus* wird Clavulansäure gewonnen, deren starke β-Lactamase-Hemmwirkung neuerdings (in Kombination mit dem Breitspektrumpenicillin Amoxicillin) therapeutisch genutzt wird. Auch das Cyclosporin A (Ciclosporin) von *Tolypocladium inflatum* wird bereits zur Prophylaxe gegen Transplantatabstoßungen eingesetzt. Es hemmt die humorale Immunantwort gegenüber T-Zell-abhängigen Antigenen. Zahlreich sind schließlich auch Enzyminhibitoren, insbesondere Proteasehemmer (mit recht unterschiedlicher Spezifität), aber auch solche, die auf Glykosid-Hydrolasen wirken. Von diesen sind vor allem α-Amylasehemmer interessant geworden, durch die beim Diabetiker der schnelle Blutzuckeranstieg nach dem Essen gebremst werden könnte. Die Acarbose, ein Pseudotetrasaccharid (mit einer charakteristischen Cyclitol + Aminozuckereinheit im Molekül) ist ein derartiger α-Amylasehemmer.



Acarbose



Clavulansäure

Im Gegensatz zu den von der Gattung *Bacillus* gebildeten Antibiotika sind die therapeutisch genutzten Actinomyceten-Stoffwechselprodukte in ihrer chemischen Struktur äußerst mannigfaltig. So finden wir hier Aminoglykoside (Streptomycin u. a.), Makrolide (d. h. vielgliedrige Lactonringe, z. B. Erythromycin), Polyene (d. h. Verbindungen mit mehreren C = C-Bindungen, z. B. Nystatin), Oligosaccharide (Neomycin u. a.) sowie weitere Strukturtypen, von denen die erwähnten Clavulansäure, Cyclosporin A und Acarbose nur eine Auswahl darstellen.

Streptomyces fradiae ist nicht nur als Neomycinproduzent von Bedeutung, sondern wird auch für stereospezifische Hydroxylierungen am Steroidmolekül eingesetzt (vgl. auch: Steroidsaponine, S. 284; *Rhizopus*-Arten).

Mycoplasmen. Die meisten Mycoplasmen leiten sich offensichtlich von gram-positiven Bakterien ab. Sie sind sehr klein und lassen sich wie die Viren durch Bakterienfilter nicht abtrennen. Sie haben keine Zellwand und keine feste Gestalt, lassen sich infolgedessen auch nicht mit der Gramfärbung nachweisen. Mycoplasmen benötigen Proteine und Steroide zum Wachstum und treten gern als Verunreinigungen in tierischen Zell- und Gewebekulturen auf. Pflanzenpathogene Mycoplasmen können Siebröhren verstopfen (Beteiligung am «Waldsterben»?).

2. Klasse: gram-negative Eubakterien

Bei diesen Bakterien ist das Mureinnetz dünn und einschichtig. Am Trockengewicht der Zellwand hat es einen Anteil von <10%. Die Gramfarbstoffe lassen sich leicht auswaschen. Demgegenüber sind mächtige Lipoprotein- und -polysaccharidschichten der äußeren Hülle aufgelagert. Einige gram-negative Eubakterien sind photosynthetisch aktiv. Sie scheiden allerdings im Gegensatz zu den Cyanobakterien keinen Sauerstoff aus, da sie statt Wasser unter anderem organische Verbindungen als Elektronendonatoren verwenden.

Einige Vertreter:

Enterobacteriaceae: *Escherichia coli* als Symbiot im menschlichen und tierischen Darmtrakt lebend; wichtig als «Indikator» auf Wasserverschmutzung durch Fäkalien, als Vitamin K-Produzent und wegen der Bildung von L-Asparaginase, eines Enzyms, dessen Einsatz als Cytostatikum möglich ist (Erniedrigung des Asparaginspiegels in Tumorzellen). – *Salmonella typhi* (Typhus-Bakterien), *S. paratyphi* (Paratyphus-Bakterien), *S. typhimurium* (verantwortlich für viele Lebensmittelvergiftungen).

Azotobacteriaceae und **Rhizobiaceae** binden Luftstickstoff; *Rhizobium*-Arten in Wurzelknöllchen.

Nitrobacteriaceae: *Nitrosomonas* oxidiert NH_4^+ zu NO_2^-, *Nitrobacter* NO_2^- zu NO_3^-.

Chromatiaceae und **Chlorobiaceae:** purpurgefärbte bzw. grüne, bakteriochlorophyllhaltige Schwefelbakterien, die S oder H_2S als Elektronendonator verwenden.

Rhodospirillaceae: schwefelfreie Purpurbakterien mit Bacteriochlorophyll a oder b.

3. Klasse: Cyanobakterien («Blaualgen», «Cyanophyceae»)

Die Cyanobakterien (ca. 2000 Arten) kommen weit verbreitet auf der Erde vor. Neben aquatischen Standorten (insbesondere des Süßwassers) haben sie als poikilohydre Organismen zeitweise feuchte terrestrische Biotope besiedelt (Felsen, Baumrinde, Erdboden) und kommen bis zu den extremsten Temperatur- und pH-Grenzstandorten vor.

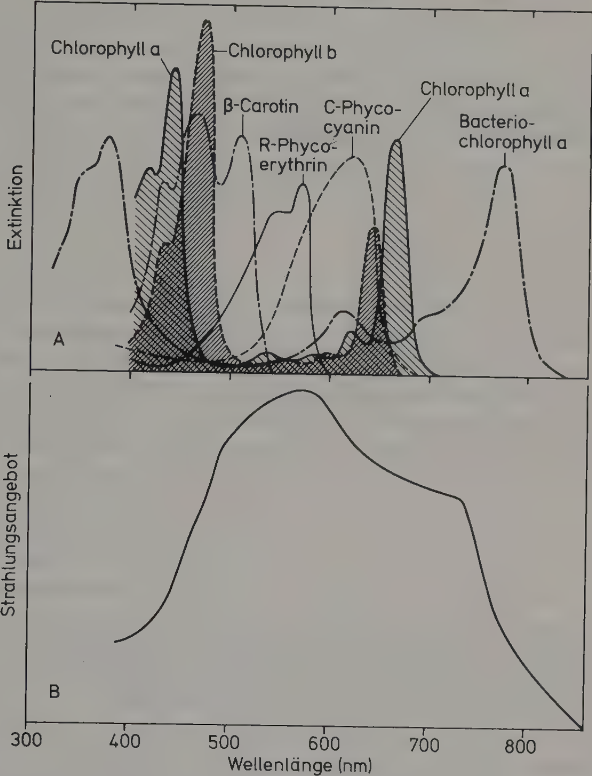
Die Cyanobakterien ähneln als Prokaryoten den übrigen Bakterien in wichtigen Merkmalen: Statt eines echten Zellkernes findet man nur Kernäquivalente, es kommen ausschließlich 70 S-Ribosomen vor, echte Chloroplasten und Mitochondrien fehlen und die Zellwand enthält eine lysozymempfindliche Stützschicht aus Muropeptiden.

Obwohl die Cyanobakterien also dem allgemeinen Bauplan der Eubakterien folgen, werden gern ihre spezifischen Übereinstimmungen mit den eukaryotischen Algen hervorgehoben (als Blau«algen»). Dies hat zwei Gründe:

(1) Die Cyanobakterien sind durchweg 5- bis 10-mal größer als die übrigen Bakterien und liegen damit im Größenbereich eukaryotischer, einzelliger Algen. Infolge-

dessen lassen sie sich mikroskopisch leicht nachweisen und werden mitsamt den übrigen Algen zur Charakterisierung von Feuchtbiotopen herangezogen.

(2) Nach der gut begründeten Symbiotentheorie sind Organismen cyanobakterieller Bauart als Organelle (Chloroplasten) in die eukaryotischen Chimärenzellen mit eingegangen. Dadurch ist verständlich, daß die spezifischen Besonderheiten der Cyanobakterien, die sie von den zwei vorigen Bakterienklassen unterscheiden, auch Bestandteile des Bauplans von Eukaryoten (Pflanzen) geworden sind.



C

Pigment	R^1	R^2	7,8	17,18
Chlorophyll a	$CH = CH_2$	CH_3	–	–
Chlorophyll b	$CH = CH_2$	CHO	–	–
Bakteriochlorophyll a	$CO - CH_3$	CH_3	dihydro	–
Protochlorophyll	$CH = CH_2$	CH_3	–	dehydro

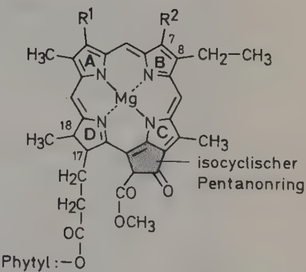


Abb. 11: Pigmente und ihre Absorptionsspektren.
A. Absorptionsspektren wichtiger pflanzlicher Pigmente (Chlorophylle und β-Carotin in org. Lösungsmitteln, Phycobiliproteide in wässr. Lösung). (Nach LIBBERT aus STRASB., 32. Aufl.)
B. Spektrale Energieverteilung der Strahlung in 1 m Wassertiefe. (Nach LARCHER, 1976.)
C. Struktur der Chlorophylle. (Aus RICHTER, 1982.)

In diesem Zusammenhang ist die Bildung spezifischer Photosynthesepigmente zu nennen, deren Evolution mit einer Verbesserung der Strahlungsabsorption in Verbindung steht. Das Bakteriochlorophyll a kommt bei allen photo-autotrophen gramnegativen und gram-positiven Bakterien vor. In Anbetracht der starken Einschränkung des Strahlungsangebotes in Wasser (Abb. 11) können diese Organismen oberflächennah unter reduzierenden Bedingungen vorgekommen sein. Heute dürften die vorhandenen Carotinoide («Purpurbakterien») als Copigmente ihren Aufenthalt in größeren Wassertiefen mit anaeroben, reduzierenden Bedingungen ermöglichen. Bei Cyanobakterien hat die Entstehung von Chlorophyll a durch z. B. Ausbildung der Vinylgruppe am C3 (= R1 in Abb. 11) zu einer ökologisch sinnvollen Veränderung des Bereiches der Strahlungsabsorption geführt. Zusätzlich nutzen Carotinoide und (neuerworbene!) Phycobiliproteine die vorhandene sichtbare Strahlungsenergie aus. Eine noch weitere Verschiebung der Absorptionsmaxima in den nutzbaren sichtbaren Bereich hinein gelang durch die zusätzliche Bildung des Chlorophylls b (siehe 4. Klasse der Eubakterien). Solche Organismen konnten zwar mit phycobilinhaltigen Organismen in größerer Wassertiefe nicht konkurrieren, haben sich aber für das Landleben schließlich als besonders adäquat angepaßt erwiesen.

Die besonderen Charakteristika der Cyanobakterien sind: Chlorophyll a als Photosynthesepigment; bei dem Prozeß selbst wird – wie bei den Eukaryoten – Wasser als Elektronendonator verwendet und führt zu einer Freisetzung von Sauerstoff. Das Chlorophyll ist an Thylakoide gebunden. Akzessorische Pigmente sind Carotinoide (insbesondere β-Carotin) und **Phycobiliproteine.** Diese Chromoproteide sind in Phycobilisomen lokalisiert, die ihrerseits den Thylakoiden aufgesetzt sind. Die Phycobiliproteine kommen in den Cyanobakterien als rotviolette Phycoerythrine oder – überwiegend – als blaugrüne Phycocyanine vor. Ihre prosthetischen Gruppen («Phycobiline») sind Tetrapyrrolverbindungen und strukturell den Gallenfarbstoffen ähnlich. Das Vorkommen dieser akzessorischen Pigmente auch in Cryptophyten und Rhodophyten (Rotalgen) hat zur Auffassung geführt, daß Cyanobakterien enge phylogenetische Beziehungen zu diesen Algenabteilungen haben müssen. Serologische Kreuzreaktionen der jeweiligen Proteinkomponenten haben diese Auffassung unlängst bestätigt.

Als Reservestoff wird ein amylopektinähnliches Polysaccharid gespeichert («Cyanophyceenstärke»), zumindest in Einzelfällen auch Copolymere aus Asparaginsäure und Arginin. Häufig werden Gasvakuolen beobachtet.

Das Mureinstützgerüst der Zellwand gleicht dem der gram-negativen Eubakterien. Wie bei diesen ist polysaccharidhaltiges Material aufgelagert; saure Schleimsubstanzen bilden die äußeren Gallerthüllen. Besondere, unpigmentierte Zellen (Heterocysten) unterscheiden sich durch die Ausbildung einer Zellulosewand.

Die Vermehrung der Cyanobakterien erfolgt ebenfalls durch Zellteilung. Begeißelte Schwärmer fehlen. Neben Einzellern kommen Zellverbände, einfache oder verzweigte Zellfäden vor.

Cyanobakterien können hochtoxische Verbindungen verschiedenartigster Struktur bilden: Neben zyklischen Polypeptiden (z. B. das hepatotoxische Microcystin von *Microcystis aeruginosa*) wurden auch niedermolekulare Stoffe beschrieben wie das neurotoxische Anatoxin A von *Anabaena flos-aquae,* das Saxitoxin (zuerst im Dinoflagellaten *Gonyaulax catenella* gefunden) als ein Teil des Wirkstoffkomplexes von *Aphanizomenon flos-aquae* oder das hautreizende Debromo-Aplysiatoxin der marinen *Lyngbya majuscula* und *M. gracilis.* Geeignete Umweltbedingungen, so z. B. hochsommerliche Erwärmung der Gewässer, evtl. auch zunehmende Erwärmung von Flußwasser durch Kraftwerkskühlwasser, können zum Massenauftreten der thermophilen und eutrophen Cyanobakterien führen und infolge der erhöhten Toxinabscheidung Fisch-

vergiftungen hervorrufen; insbesondere findet man dann *Microcystis aeruginosa, Anabaena flos-aquae, Aphanizomenon flos-aquae* und *Nodularia spumigena.*

Ein Teil der Cyanophyceen ist an der Flechtensymbiose beteiligt (vgl. S. 50). Diese wie auch freilebende Blaualgen sind in der Lage, in Heterocysten den Stickstoff der Luft in organische Bindung zu überführen («Diazotrophie»). Die N-Düngung kann beträchtlich sein und in Reisfeldern Ostasiens jährlich 50 kg N/ha erreichen.

Einige Vertreter:

Chroococcales: Einzeller; in anderen Fällen bleiben die Zellen nach der Teilung in Gallerthüllen verbunden, wie z. B. bei den in Hochmooren häufigen *Chroococcus*-Arten. – *Microcystis aeruginosa* und *M. toxica.*

Oscillatoriales: Fäden ohne Heterocysten. – *Lyngbya*-Arten.

Nostocales: Fäden mit Heterocysten, z. B. *Anabaena, Aphanizomenon, Calothrix, Nostoc.* Manche Vertreter leben symbiotisch in *Azolla*-Blättern (*Anabaena*), Lebermoosen, *Cycas*-Wurzeln oder *Gunnera*-Rhizomen (*Nostoc*).

Stigonematales: mit Verzweigungen, z. B. *Mastigocladus.*

4. Klasse: Prochlorophyceae

Unlängst wurden in Seescheiden (Ascidien) symbiotische prokaryotische Algen (*Prochloron*) gefunden, denen Phycobiliproteine fehlen und die die Chlorophylle a und b enthalten. Es ist möglich, daß solche Organismen auch für die symbiotische Entstehung von Grünalgen und den daraus ableitbaren höheren Pflanzen herangezogen werden können ähnlich wie Cyanobakterien zur Entstehung der Chloroplasten von Rotalgen. Durch 16 S rRNA-Sequenzvergleiche konnte diese Vorstellung allerdings nicht bestätigt werden.

Proto-Eukaryotae

Aus den 16 S rRNA-Sequenzvergleichen muß gefolgert werden, daß die Eukaryoten ein eigenes Organismenreich repräsentieren und unmittelbar auf progenotische Vorfahren zurückgehen (Abb. 8). Während Eubakterien die Organellen bei der symbiotischen Entstehung lieferten, geht das Cytoplasma auf die Proto-Eukaryoten zurück. Sie sind als selbständige Organismen unbekannt.

Das Schlüsselproblem im Verständnis der Proto-Eukaryoten ist die Entstehung des Nukleus. Es ist vorerst spekulativ, sich diese Kernbildung in progenotischen Organismen im Sinne eines Schutzes vor Überflutung durch externes genetisches Material vorzustellen zu einer Zeit, da die Archaebakterien und Eubakterien durch Zellwandbildung bereits eine andersartige Alternative entwickelt hatten.

Literatur Prokaryota

Arcamone, F.: New antitumor anthracyclines. J. Nat. Prod. 40: 45–66, 1977.

Berry, L. J.: Bacterial toxins. J. Nat. Prod. 38: 8–20, 1975.

Brandis, H. und H.-J. Otte: Lehrbuch der Medizinischen Mikrobiologie. 5. Aufl., G. Fischer-Verl. Stuttgart, New York, 1984.

Brock, T. D.: Thermophilic microorganisms and life at high temperatures. New York, 1978.

Carr, N. G. and B. A. Whitton (eds.): The biology of Cyanobacteria. Univ. of California Press, Berkeley, 1982.

Casper, S. J.: Grundzüge eines natürlichen Systems der Mikroorganismen. G. Fischer-Verl., Jena, 1974.

Ciegler, A., S. Kadis and S. J. Ajl (eds.): Microbial toxins. Vol. VI. Academic Press, London, New York, 1971.

Fogg, G. E., W. D. P. Stewart, P. Fay and A. E. Walsby: The bluegreen algae. Academic Press, London, New York, 1973.

Fox, G. E. et al.: The phylogeny of Prokaryotes. Science, 209: 457–463, 1980.

Frommer, W., B. Junge, L. Müller, D. Schmid und E. Truscheit: Neue Enzyminhibitoren aus Mikroorganismen. Planta med. 35: 195–217, 1979.

Goodfellow, M. (ed.): The biology of the Actinomycetes. Academic Press, London, New York, 1984.

Gröger, D. und S. Johne: Mikrobielle Gewinnung von Arzneistoffen. WTB-Taschenbuch, Akademie-Verl., Berlin, 1982.

Jawetz, E., J. L. Melnick und E. A. Adelberg: Medizinische Mikrobiologie. Springer-Verl., Berlin, Heidelberg, New York, 1980.

Kandler, O.: Archaebakterien und Phylogenie der Organismen. Naturwissenschaften 68: 192, 1981.

Kandler, O. (ed.): Archaebacteria. G. Fischer-Verl. Stuttgart, New York, 1982.

Katz, E. and A. L. Demain: The peptide antibiotics of bacillus: Chemistry, biogenesis and possible functions. Bact. Rev. 41: 449, 1977.

Kleinkauf, H. and H. v. Döhren: Peptide antibiotics, biosynthesis and functions. De Gruyter-Verl., Berlin, 1982.

Kremer, B. P.: Toxische Planktonalgen. Naturwissenschaften 68: 101–109, 1981.

Kremer, B. P.: Giftige Blaualgen in Binnengewässern. Mikrokosmos 71: 65–70, 1982.

Rehm, S.: Industrielle Mikrobiologie (2. Aufl.). Springer-Verl., Berlin, Heidelberg, New York, 1980.

Schlegel, H. G.: Allgemeine Mikrobiologie. Thieme-Verl., Stuttgart, 1981 (Taschenbuch).

Seltmann, G.: Die bakterielle Zellwand. G. Fischer-Verl., Stuttgart, New York, 1982.

Setlow, J. K. and A. Hollaender (ed.): Genetic engineering, principles and methods. Vol. 1–3, New York, 1979–1981.

Sprecher, E.: Arzneistoffproduktion durch Mikroorganismen. Paperback DAZ, Dtsch. Apoth. Verl., Stuttgart, 1983.

Stackebrandt, E. und C. R. Woese: Primärstruktur der ribosomalen 16S RNS – ein Marker der Evolution der Procaryoten. Forum Mikrobiol.: 183–190, 1979.

Starr, M. P., H. Stolp, H. G. Trüper, A. Balows and H. C. Schlegel: The Procaryotes. A handbook on habitats, isolation and identification of bacteria. Springer-Verl., Berlin, Heidelberg, New York, 1981.

Wiesmann, E.: Medizinische Mikrobiologie. Thieme-Verl., Stuttgart, 1982. (Taschenbuch).

Wilkinson, J. F.: Einführung in die Mikrobiologie. Verl. Chemie, Weinheim, 1974.

Woese, C. R.: Archäbakterien – Zeugen aus der Urzeit des Lebens. Spektr. Wissensch. 8: 75–90, 1981.

Eukaryota

Den Prokaryoten hat man die eukaryotischen Organismen gegenüberzustellen, zu denen sämtliche übrigen zu zählen sind, wie Pilze, Algen, Kormuspflanzen, aber auch die Tiere. Allen diesen Organismen gemeinsam ist die durch cytoplasmatische Membranen in Reaktionsräume (Kompartimente) gegliederte Zelle; Bestandteile des Protoplasmas sind u. a. Kern, Mitochondrien und Plastiden, aber auch das endoplasmatische Reticulum, Dictyosomen (Golgi-Apparate) und Peroxisomen. Sie alle sind durch Membranen vom Grundplasma abgegrenzt. Dem Plasmalemma als äußerer Begrenzung des Protoplasten ist bei Pilzen in der Regel eine Chitin-, bei den grünen Pflanzen eine Zellulosesekundärwand aufgelagert. Die Teilung des auf distinkten Chromosomen lokalisierten Erbgutes erfolgt durch Mitose. Durch die Meiose wird nach der Kernverschmelzung zur Zygote der normale Chromosomensatz wiederhergestellt.

Aufgrund experimenteller Befunde läßt sich die Entstehung der Eukaryoten am besten durch die Symbiotentheorie erklären. Man stellt sich vor, daß die Eukaryoten monophyletisch im Hinblick auf den Zellkörper (= Proto-Eukaryoten), polyphyletisch im Hinblick auf die symbiotischen Organellen entstanden sind.

3. Abteilung: **Mycophyta, Pilze** (mit Anhang: **Lichenes, Flechten**)

Die Pilze (einschließlich der Schleimpilze) stellen phylogenetisch einen eigenständigen Stamm dar (vgl. Abb. 8). Aufgrund ihrer heterotrophen (zumindest C-heterotrophen, manchmal aber auch N-heterotrophen) Ernährungsweise, der Glykogen- und Chitinbildung und des Fehlens von Plastiden und Zellulose erinnern sie an tierische Organismen, als (meist) festgewachsene und mit Zellwänden ausgerüstete Organismen hat man sie jedoch eher den Pflanzen zugeordnet.

Sie sind sicher nicht monophyletischer Entstehung, wenngleich wir sie insgesamt einer einzigen Abteilung zuordnen. Es liegt nicht in der Intention unseres Lehrbuches, diese Organismengruppe in ihrer taxonomischen Struktur vollständig zu beschreiben, sondern ihr Potential an pharmazeutisch-chemisch interessanten Substanzen in Bezug auf die wesentlichen Bauplan-Typen darzulegen. Für eine weitergehende Information wird auf moderne Spezialdarstellungen der Pilze verwiesen, wie z. B.:

Müller, E. und W. Loeffler: Mykologie. 4. Aufl. Thieme-Verl., Stuttgart, 1982 (Taschenbuch).
Webster, J.: Pilze, eine Einführung. Springer-Verl., Berlin, Heidelberg, New York, 1983.
Esser, K.: Kryptogamen: Blaualgen, Algen, Pilze, Flechten. Springer-Verl., Berlin, Heidelberg, New York, 1976.

Die Pilze leben parasitisch, saprophytisch oder symbiotisch (Mykorrhiza, Flechten). Die für die Mehrzahl der Mycophyta typischen fädigen Vegetationsorgane werden als Hyphen, deren Gesamtheit als Mycel(ium) bezeichnet. Solche Hyphen können querwandlos (niedere Pilze) oder durch Querwände (Septen) mit zentralem Porus zellig gegliedert sein (höhere Pilze).

In «Fruchtkörpern»* können die Hyphen postgenital zu parenchymähnlichen Geweben verwachsen («Plectenchym»), manchmal (z. B. bei *Claviceps purpurea*) durch Verdickung der Zellwände zu harten Sklerotien verdichtet werden und stellen dann Überdauerungsorgane dar.

Chlorophyll und andere Assimilationspigmente, entsprechend auch Plastiden, fehlen. Bei einigen Gruppen niederer Pilze, deren Zellen «nackt» und amöboid beweglich sind, fehlen echte Zellwände. Von diesen Ausnahmen abgesehen, besitzen Pilzzellen eine Wand, deren charakteristischer Baustein bei den höheren Pilzen Chitin (ein Poly-N-acetylglukosamin) ist. Bei manchen niederen Pilzen sind z. T. auch Polyglykane (Mannane, Glukane) Bestandteile der Gerüstsubstanz.

Charakteristische **Reservestoffe** für Pilze sind Polyglykane, die strukturell weitgehend dem Glykogen entsprechen; darüberhinaus werden häufig auch lösliche Kohlenhydrate wie z. B. Trehalose oder Mannitol akkumuliert. Stärke fehlt ebenso wie Saccharose. Nicht selten werden auch Lipide gespeichert.

Im übrigen bilden die Pilze ein breites Spektrum verschiedenartigster Stoffe, die teils wegen ihrer Giftwirkungen, teils auch wegen technischer oder medizinischer Anwendung von Interesse sind.

Auffällig ist die oft intensive Bildung (und Akkumulation) organischer Säuren, die auch für eine Gewinnung in technischem Maßstab genutzt werden kann (z. B. von Zitronensäure). Charakteristische Produkte des Säurestoffwechsels sind neben Zitronensäurederivaten (z. B. Cetylzitronensäure der Droge Fungus Laricis) auch die von *Penicillium*-Arten gebildeten Tetronsäuren, ferner γ-Pyronderivate wie die Kojisäure der *Aspergillus flavus-oryzae*-Gruppe oder das Grundgerüst der Penicilline und Cephalosporine.

Viele Pilze produzieren Geruchsstoffe, deren Bildung in vieler Hinsicht mit der von ätherischen Ölen bei höheren Pflanzen verglichen werden kann. Allerdings fehlen die entsprechenden anatomischen Differenzierungen (gelegentlich kommen sog. «Safthyphen» vor). Unsere Kenntnisse über diese flüchtigen Verbindungen sind, beruhend auf den verbesserten analytischen Methoden wie z. B. der Gaschromatographie, in den letzten Jahren erheblich gewachsen. Diese, wie in einigen Fällen nachgewiesen, als Pheromone, Gametenlockstoffe oder Insektenrepellents fungierenden Substanzen besitzen teils pilzspezifische Strukturen (z. B. Sesquiterpene mit Trichothecan-Skelett), teils handelt es sich um Monoterpene, wie sie auch von ätherischen Ölen höherer Pflanzen her bekannt sind.

Auch die in ihrem Vorkommen auf bestimmte Basidiomyceten beschränkten, antibiotisch wirksamen, aber auch toxischen Polyine sind hier zu nennen. Sie sind zu verstehen als konvergente Bildungen zu den entsprechenden Verbindungen der Angiospermen.

Neben Triterpenen und Sterolen (insbesondere Ergosterol) wird eine Vielzahl phenolischer Verbindungen (Chinone, Anthrachinone, Xanthone u. a.) produziert, von denen manche auch Farbstoffe von Pilzfruchtkörpern und Sklerotien (z. B. von *Claviceps purpurea*) sind.

Reichhaltig ist das Spektrum N- und S-haltiger Verbindungen: Zyklische Peptide, S-haltige Amide, Harnstoff, biogene, z. T. flüchtige Amine und Betaine sind für viele Mycophyta charakteristische Substanzen und zum Teil in ihrem Vorkommen auf diese Pflanzengruppe beschränkt (z. B. Penicilline, Muscarin). Die Entdeckung von Lysergsäurederivaten, die lange Zeit als spezifische «Mutterkorn»-Inhaltsstoffe galten, in den Samen von Convolvulaceen mahnt allerdings zur Vorsicht.

---

* Die Fruchtkörper der Pilze sind den Früchten der Angiospermen selbstverständlich nicht homolog.

Die Mycophyta stellen also eine Pflanzengruppe dar, die in chemischer Hinsicht durchaus eigene Wege gegangen ist: Zellwände aus Chitin, Mannigfaltigkeit von Phenolen und Chinonen, Reichtum an organischen Säuren und speziellen N- und S-haltigen Verbindungen. Auf der anderen Seite: Abwesenheit von Chlorophyll, fast vollständiges Fehlen von flavonoiden Verbindungen und Gerbstoffen.

Die **Vermehrung** geschieht bei den meisten Pilzen sowohl ungeschlechtlich wie geschlechtlich. Ungeschlechtlich durch Sporen verschiedener Art, die als Produkte normaler Mitosen entstehen («Mitosporen»). Bei wasserbewohnenden Pilzen sind es nackte, begeißelte Schwärm-(Zoo-)sporen, bei landbewohnenden behäutete Endosporen oder Exosporen («Konidien»).

Vegetativ vermehren sich Pilze auch durch abgetrennte Mycelabschnitte, Hefepilze durch Sprossung, d. h. durch Abschnürung von «Tochterzellen», vgl. *Saccharomyces*, S. 38, 39.

Die geschlechtliche Fortpflanzung geht auf die Bildung und Kopulation von Gameten (Iso-, Aniso- oder Oogamie) oder auch ganzer Gametangien (Gametangiogamie) zurück; in anderen Fällen (Basidiomycetes) können sogar scheinbar normale Thalluszellen miteinander verschmelzen (Somatogamie).

Eine Besonderheit im **Generationswechsel** der höheren Pilze (Ascomycetes und Basidiomycetes; hier nur noch die abgeleiteten Formen der Gametangiogamie und Somatogamie) ist die Trennung von Plasmogamie (bei der Kopulation) und Karyogamie (bei der Sporangienbildung) durch ein dikaryotisches («Paarkern»-)Stadium. Vgl. dazu Abb. 14.

1. Klasse: Myxomycetes, Schleimpilze

Organismen, die in ihrer vegetativen Organisationsform aus nackten, amöboid beweglichen, vielkernigen Protoplasmamassen («Plasmodien») bestehen.

2. Klasse: Chytridiomycetes, Niedere Pilze

Einkernige Zellen oder vielkernige (siphonale) Thalli. Im Gegensatz zu den folgenden Klassen werden noch begeißelte Gameten und Zoosporen ausgebildet.

3. Klasse: Zygomycetes, Zygosporenpilze

Die Zygomycetes bilden stark verzweigte Mycelien aus, die normalerweise vielkernig und unseptiert sind. Geschlechtliche Vermehrung durch Gametangiogamie. Die vielkernige «Gametangien-Zygote» überdauert als «Zygospore». Auch die ungeschlechtliche Vermehrung ist an das Landleben angepaßt: in den Sporangien (z. B. im Köpfchen des Köpfchenschimmels, *Mucor mucedo*, Abb. 12) werden in Vielzahl unbegeißelte Sporen (Sporangiosporen) gebildet.

Der Köpfchenschimmel kann bei besonderer Prädisposition des Menschen auch zu Erkrankungen führen (Mucormykose). Eine Reihe von Mucoraceen haben technische Bedeutung. So sind z. B. *Rhizopus-*, *Mucor-* und *Cunninghamella*-Arten in der Lage, stereospezifische Hydroxylierungen am Steroidgerüst durchzuführen. Sie sind deshalb wichtige «Hilfsorganismen» für die partialsynthetische Herstellung von Steroidhormonen.

4. Klasse: Ascomycetes, Schlauchpilze

Die Ascomyceten bilden die umfangreichste Pilzklasse, die ihren Namen nach dem charakteristischen, schlauchförmigen Sporangium, dem «Ascus» trägt (Abb. 14 A).

A. Unterklasse: Endomycetidae

Ohne Fruchtkörperbildung. Die hierher gehörenden **Saccharomycetaceae,** die Hefepilze, entwickeln kein typisches Mycel, sondern bleiben höchstens in lockeren Zellketten verbunden, die durch Sprossung der einzelligen Pilze entstehen (Abb. 12 B) Die asexuelle Vermehrung durch Sprossung ist die vornehmliche oder in einigen Fällen sogar ausschließliche Vermehrungsform («asporogene Hefen»). *Saccharomyces cerevisiae* – mit einem Polyglukan als Zellwandbaustein («Hefegummi») – wird als «Faex medicinalis» wegen des hohen Gehalts an B-Vitaminen medizinisch verwendet (Hefepräparate bei Furunkulose und Akne) und war früher auch als Hilfsmittel bei der Pillenherstellung von Bedeutung. Besondere physiologische Rassen von *S. cerevisiae* werden als Bäcker- oder Bierhefe gebraucht.

Ubiquitär vorkommende Hefepilze, die aber unter bestimmten Voraussetzungen für den Menschen pathogen sein können, sind *Candida albicans* und einige andere *Candida*-Arten als Erreger des Soor, einer Schleimhautinfektion. *Candida kefyr* ist der bekannte Kefirpilz.

B. Unterklasse: Taphrinomycetidae

Pflanzenparasitische Pilze mit Paarkernphase (wie bei den folgenden Pilzgruppen). Ohne Fruchtkörperbildung. – *Taphrina*-Arten erzeugen Hexenbesen auf Bäumen.

C. Unterklasse: Laboulbeniomycetidae

Insektenparasitische Pilze.

D. Unterklasse: Ascomycetidae, echte Schlauchpilze

Die echten Schlauchpilze haben einen typischen Ascus. In diesem werden endogen die – zumeist 8 – Meiosporen («Ascosporen») gebildet. Die Sporen keimen zu – haploiden – Hyphen aus. Ihre vielkernigen Gametangien (Antheridien bzw. Ascogone) können über eine am Ascogon haftende Empfängnishyphe (Trichogyne) in einem von den haploiden Hyphen gebildeten Fruchtkörpergewebe miteinander verschmelzen (Gametangiogamie: aber nur Plasmogamie). Die ♀ und ♂ Kerne wandern paarig in die nun auswachsenden – dikaryotischen – «ascogenen Hyphen» ein. Letztere stellen den Sporophyten dar. Nach einer eigenartigen «Haken»bildung (Abb. 14 A) findet jetzt in der jungen Ascusanlage die Kernverschmelzung statt. Aus dem diploiden Zygotenkern entstehen in der unmittelbar folgenden Reduktionsteilung durch «freie Zellbildung» die haploiden Ascosporen. Der geschilderte Entwicklungsablauf ist in Abb. 14 A verdeutlicht.

Als wichtigste Grundlage für die systematische Einteilung der Ascomycetidae dienen Eigenschaften von Ascus und Fruchtkörper. Wir fassen die wichtigsten Ordnungen in folgender Weise zusammen, die nach der heutigen Kenntnislage nicht als natürliche Klassifikation aufgefaßt werden darf:

A. **Prototunicatae;** mit zartwandigen oder wandlosen Asci. – (1) **Eurotiales;** Fruchtkörper: Kleistothecien.

B. **Unitunicatae;** Asci mit einschichtiger Wand oder mehreren gegeneinander nicht verschiebbaren Schichten:

1. **Operculatae;** der Ascus öffnet sich mit einem Deckel (Operculum) bei der aktiven Ausschleuderung der Ascosporen. – (2) **Erysiphales;** Fruchtkörper Kleistothecien. (3) **Pezizales;** Fruchtkörper Apothecien.
2. **Inoperculatae;** der Ascus öffnet sich nicht mit einem Deckel. Stattdessen ist eine apikale Verdickung der Ascuswand an der Ausschleuderung der Sporen beteiligt. – Mit Apothecien: (4) **Helotiales,** (5) **Phacidiales,** (6) **Lecanorales.**
   Mit Perithecien (Abb. 13 A): (7) **Sphaeriales,** (8) **Diaporthales,** (9) **Xylariales,** (10) **Clavicipitales.**

C. **Bitunicatae;** Asci mit zwei, verschieden dehnbaren Wandschichten. – (11) **Dothideales;** Fruchtkörper apothecien- und perithecienartig.

1. Ordnung: Eurotiales

Mit geschlossenen Fruchtkörpern (Kleistothecien, Abb. 12 E), nach deren Zerfall erst die Ascosporen frei werden. Vornehmliche Vermehrung aber ungeschlechtlich durch Abschnürung von Konidien (Abb. 12 C, D). Hier sind insbesondere die Arten des

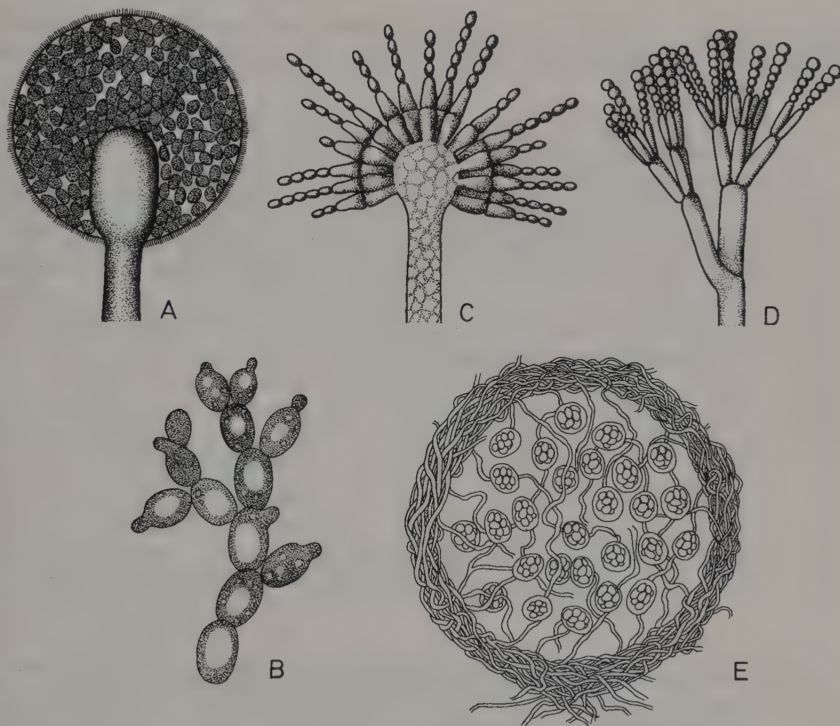


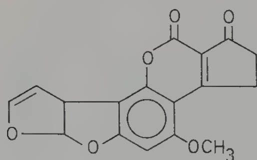
Abb. 12: A. *Mucor mucedo* (Zygomycetes), Sporangium mit Sporen (vergr.). B. *Saccharomyces cerevisiae* (Endomycetidae). Zellkette mit Sprossung (ca. 1000 ×). C–E Ascomycetidae (Eurotiales). Konidienträger von C *Aspergillus* und D *Penicillium* (vergr.). E Kleistothecium von *Talaromyces vermiculatus* (ca. 350 ×). (A u. D nach BREFELD; B nach LUERSSEN und REES; C nach WARTENBERG; E nach MÜLLER-LOEFFLER.)

Pinselschimmels (*Penicillium*) und Gießkannenschimmels (*Aspergillus*) zu nennen. *Penicillium* und *Aspergillus* sind Organismen mit oberflächlich wachsendem Mycel, die für den Menschen teils nützlich, teils schädlich sein können. Während verschiedene *Aspergillus*-Arten in großtechnischen Fermentationsverfahren für die Gewinnung von Amylasen und Proteasen (z. B. als Bestandteile von Arzneispezialitäten zur Substitutionstherapie bei Verdauungsstörungen) genutzt werden, können andere Arten zur Erzeugung von organischen Säuren (Zitronensäure durch *A. niger;* Glukonsäure) dienen. *A. fumigatus* kann beim Menschen unter bestimmten Voraussetzungen bronchopulmonale Mykosen, sogenannte Aspergillosen hervorrufen. Als tier- und menschenpathogener Pilz ist *A. flavus* bekanntgeworden. Die von ihm, aber auch von anderen Schimmelpilzen produzierten Aflatoxine sind hochtoxische Furanocumarinderivate mit leberschädigenden und vor allem carcinogenen Wirkungen.

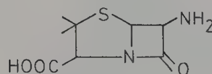
Schimmelpilze der Gattungen *Penicillium, Aspergillus, Fusarium* oder *Paecilomyces* produzieren eine Vielzahl ähnlich wirkender Mykotoxine verschiedenartigster Struktur, die auch für den Menschen gefährlich werden können, wenn sie mit verschimmelter Nahrung aufgenommen werden. Beispielhaft erwähnt seien in diesem Zusammenhang die Ochratoxine von *A. ochraceus,* das dimere Anthraderivat Luteoskyrin und das Oligopeptid Islanditoxin von *P. islandicum* (erzeugt den «Gelben Reis») sowie das Patulin von *P. expansum.* Auch die Sterigmatocystine verschiedener *Aspergillus*-Arten sind trotz geringerer Toxizität gefährlich, da sie oftmals in größeren Mengen gebildet werden.

Penicillium-Arten sind vor allem als Produzenten der Penicilline und anderer Antibiotika, z. B. des fungicid wirkenden Griseofulvins in den Mittelpunkt des Interesses gerückt.

Die Gewinnung der Penicilline und anderer Antibiotika erfolgt heute im großtechnischen Maßstab in «Fermentationsanlagen». Im Vergleich zu den Stämmen von *Penicillium notatum* und *P. chrysogenum,* an denen FLEMING seinerzeit die Hemmwirkung auf das Wachstum von Streptokokken beobachtete, werden für die technische Antibiotikaproduktion Stämme eingesetzt, deren Fähigkeit zur Penicillinbildung um ein Vielfaches höher liegt. Steigende Bedeutung erlangt der Einsatz von Mutanten, die nur das Grundgerüst 6-Aminopenicillansäure produzieren, das als Ausgangsmaterial für die teilsynthetische Darstellung von Penicillinen mit abgewandelter Seitenkette dient. Den Penicillinen strukturell und im Wirkungsspektrum verwandt sind die von *Cephalosporium*-Arten gebildeten Cephalosporine, die nach partialsynthetischer Abwandlung in zunehmendem Umfange auch therapeutisch eingesetzt werden.



Aflatoxin B_1



6-Aminopenicillansäure

Ursache der antibiotischen Wirkung der Penicilline und Cephalosporine ist eine Hemmwirkung auf die bakterielle Zellwandsynthese durch Blockierung der Transpeptidase, die den letzten Schritt der Mureinsynthese, die Verknüpfung der Peptidseitenketten der Polyglykanketten bewirkt; vgl. dazu auch S. 26. Dieser spezielle Angriffspunkt an einer nur bei der prokaryotischen Zelle vorkommenden Struktur erklärt die spezifisch antibakterielle Wirkung dieser Substanzen und ihre praktisch fehlende Toxizität für den Menschen.

2. Ordnung: Erysiphales

Echte Mehltaupilze, ebenfalls mit Kleistothecien.

3. Ordnung: Pezizales

Mit schüssel- bis scheibenförmigen Fruchtkörpern («Apothecien»), deren Oberfläche von Hymenium bekleidet ist.

Zu den Pezizales gehören die häufig anzutreffenden kleinen Becherlinge (Pezizaceae) und bekannte Speisepilze wie Trüffeln (Gattung *Tuber*), Morcheln (*Morchella*) und Lorcheln (*Helvella, Gyromitra*). Die Frühjahrslorchel *Gyromitra* (*Helvella*) *esculenta* ist trotz des einladenden Artnamens ohne intensive Vorbehandlung ein gefährlicher Giftpilz; als Giftstoff hat man ein als Gyromitrin bezeichnetes N-Methyl-N-formylhydrazon des Acetaldehyds isoliert, während die früher genannte Helvellasäure ein Artefakt ist. Aus N-Methyl-N-formylhydrazin, das unter den Bedingungen des Magenmilieus hydrolytisch aus Gyromitrin entsteht, können verschiedene Metabolite gebildet werden: Monomethylhydrazin ist für die akute Toxizität verantwortlich, während N-Nitroso-N-formylformamid möglicherweise Ursache der hohen Lebertoxizität der Frühjahrslorchel ist.

4. Ordnung: Helotiales

Viele Arten sind Erreger von Fruchtfäule und Pflanzenschorf; ebenfalls mit Apothecien. – *Sclerotina fuckeliana* ist für die «Edelfäule» der «Beerenauslese»-Weintrauben verantwortlich.

5. Ordnung: Phacidiales

Rhytisma acerinum, mit schwarzen Apothecien-Flecken auf Ahornblättern.

6. Ordnung: Lecanorales

Flechtenpilze mit Apothecien; sie bilden die überwiegende Zahl der Flechtengattungen, z. B. *Lecanora, Peltigera, Cladonia* (siehe auch S. 50).

7. Ordnung: Sphaeriales

Zur Ordnung der **Sphaeriales** gehört *Neurospora crassa*, ein wichtiges, genetisch-biochemisches Versuchsobjekt; auch die bekannten Roten Brotschimmel sind *Neurospora*-Arten. Aus *Gibberella fujikuroi* (heute: *Fusarium heterosporum* oder *F. moniliforme*), einem Pilz, der auf Reispflanzen schmarotzend zu abnormem Streckungswachstum der Wirtspflanzen führt, sind erstmals die als Gibberelline bezeichneten Wuchsstoffe isoliert worden.

8. Ordnung: Diaporthales

Hierzu zählt *Endothia parasitica;* dieser nach Nordamerika eingeschleppte Pilz hat das ältere Stammholz der NO-amerikanischen Kastanie (*Castanea dentata*) vollständig vernichtet.

9. Ordnung: Xylariales

Mit der besonders auf Buchenstubben häufigen geweihartigen Holzkeule (*Xylaria hypoxylon*); im oberwärts weißen Abschnitt Konidien, im unteren schwarzen Teil Perithecien führend (Abb. 13 F).

10. Ordnung: Clavicipitales

Mit flaschenförmigen Fruchtkörpern («Perithecien» Abb. 13), die sich meist erst nach der Anlage der Sexualorgane bilden. Das Innere dieser mit einer Öffnung versehenen

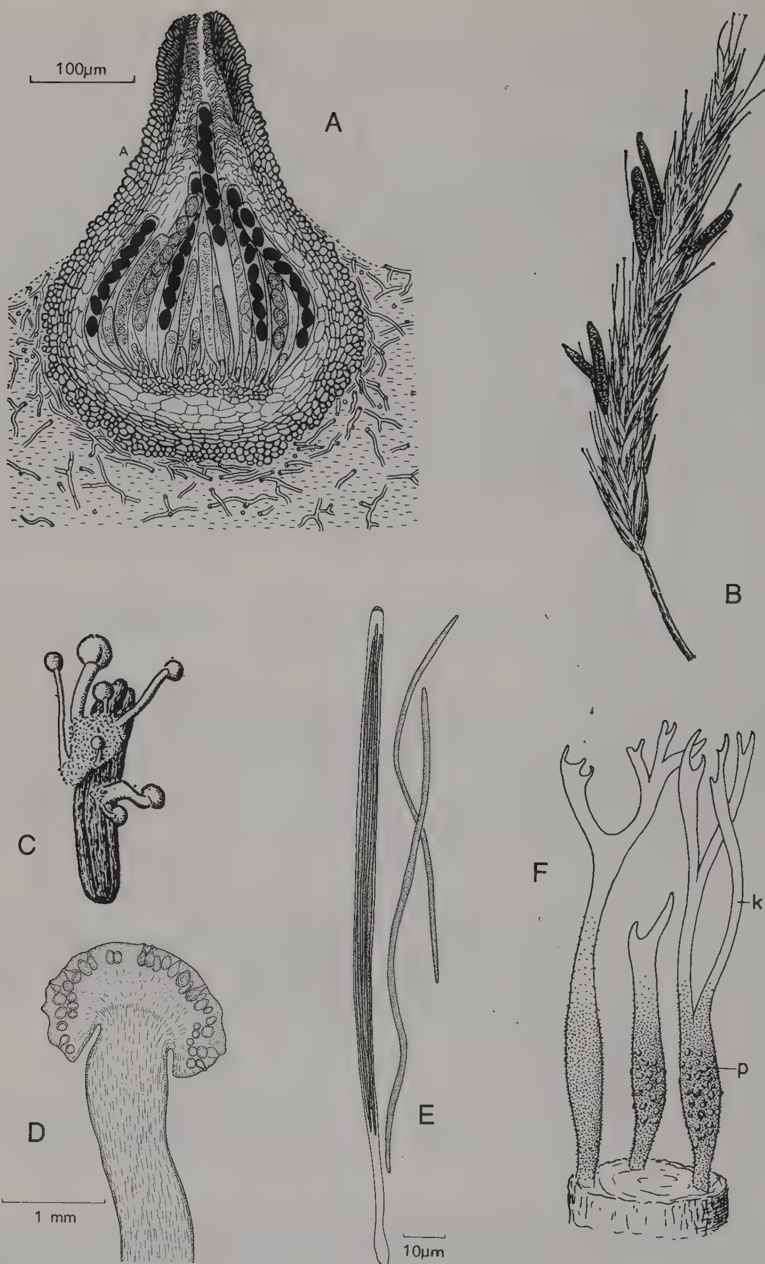


Abb. 13: Ascomycetidae.
A Perithecium von *Sordaria fimicola,* Längsschnitt. B–E *Claviceps purpurea*: B Roggenähre mit reifen Sklerotien (⅔ ×). C gekeimtes Sklerotium mit gestielten Köpfchen (Stroma) (2 ×). D Längsschnitt durch Köpfchen mit zahlreichen Perithecien. E Ascus und Ascosporen. F *Xylaria hypoxylon* (Xylariales), nat. Größe. k Konidienbereich, p Perithecienbereich. (A, D, E nach Webster, B nach Schenck, C nach Tulasne, F nach Mägdefrau.)

Fruchtkörper wird von dem palisadenartigen Hymenium ausgekleidet, das von Asci und haploiden(!) Hyphen («Paraphysen») gebildet wird. Die Perithecien stehen entweder einzeln oder sind zu vielen in ein verschieden gestaltetes Stroma (z. B. Köpfchen der gekeimten *Claviceps*-Sklerotien, Abb. 13) eingesenkt.

Durch ihre eigenartig fadenförmigen, anfangs einzelligen, später oft septierten Ascosporen lassen sich die Clavicipitales erkennen. Von erheblicher medizinischer Bedeutung ist als Vertreter der **Clavicipitaceae** auch heute noch *Claviceps purpurea,* ein auf Roggen, aber auch auf anderen Gräsern parasitierender Ascomycet. Seine Sklerotien stellen die als «Mutterkorn» («Secale cornutum») bekannte Droge dar. Ihre Mitvermahlung im Mehl hat früher zu Vergiftungsepidemien geführt; heute findet man Mutterkorn gelegentlich wieder in Getreide aus alternativem Anbau.

Der Entwicklungsgang von *Claviceps purpurea* folgt dem anderer Ascomyceten (vgl. dazu Abb. 13 B–E):

1. Reife Ascosporen werden durch den Wind auf Fruchtknoten blühender Roggenpflanzen übertragen.
2. Die Ascosporen keimen zu Hyphen aus, die als Mycel schließlich das ganze Fruchtknotengewebe durchwuchern. Gleichzeitig reichliche Bildung von Konidiosporen, die in einer sich abscheidenden Flüssigkeit, dem «Honigtau», durch Insekten auf andere Fruchtknoten übertragen werden (Sekundärinfektion).

   Dieser Entwicklungsabschnitt wird auch *Sphacelia*-Stadium genannt, da früher ein als *Sphacelia* bezeichneter Pilz als Ursache der Honigtaubildung angesehen wurde.
3. Nach dem Auskeimen der Konidien kommt es durch Bildung sklerotialer Hyphen zur Sklerotiumbildung.
4. Die Sklerotien fallen – falls sie nicht «geerntet» werden – zu Boden und überwintern; im Frühjahr wachsen aus ihnen gestielte Köpfchen heraus, in denen die
5. Gametangiogamie und Bildung des dikaryotischen Mycels stattfindet.
6. Währenddessen bildet das haploide Gewebe um jeden dieser Sporophyten herum die Perithecien aus.
7. Im Hymenium der Perithecien erfolgt schließlich Hakenbildung, Zygotenbildung, Reduktionsteilung und Bildung der Asci mit jeweils 8, nun wieder haploiden, fadenförmigen Ascosporen.

Aus den Sklerotien lassen sich starkwirkende Lysergsäurederivate («Peptidalkaloide» mit charakteristischer Cyclol-Struktur des Peptidanteils) gewinnen, die heute wichtige Arzneistoffe sind: Neben einer ocytocischen, uteruskontrahierenden Wirkung – diese ist vor allem bei dem einfachen Amid Ergometrin ausgeprägt – sind die vasokonstriktorische (Blutdrucksteigerung durch Kontraktion der kleinen Blutgefäße), die Serotoninantagonistische und vor allem die sympatholytische Wirkung zu nennen. Durch Hydrierung der 9,10-Doppelbindung im Lysergsäuremolekül tritt diese Wirkung in den Vordergrund, während die ocytocische und vasokonstriktorische Komponente weitgehend verloren geht. Halogenierte Ergolinderivate (z. B. 2-Bromoergocriptin) werden therapeutisch als spezifische Prolactin-Hemmstoffe, neuerdings auch beim fortgeschrittenen Parkinson-Syndrom eingesetzt.

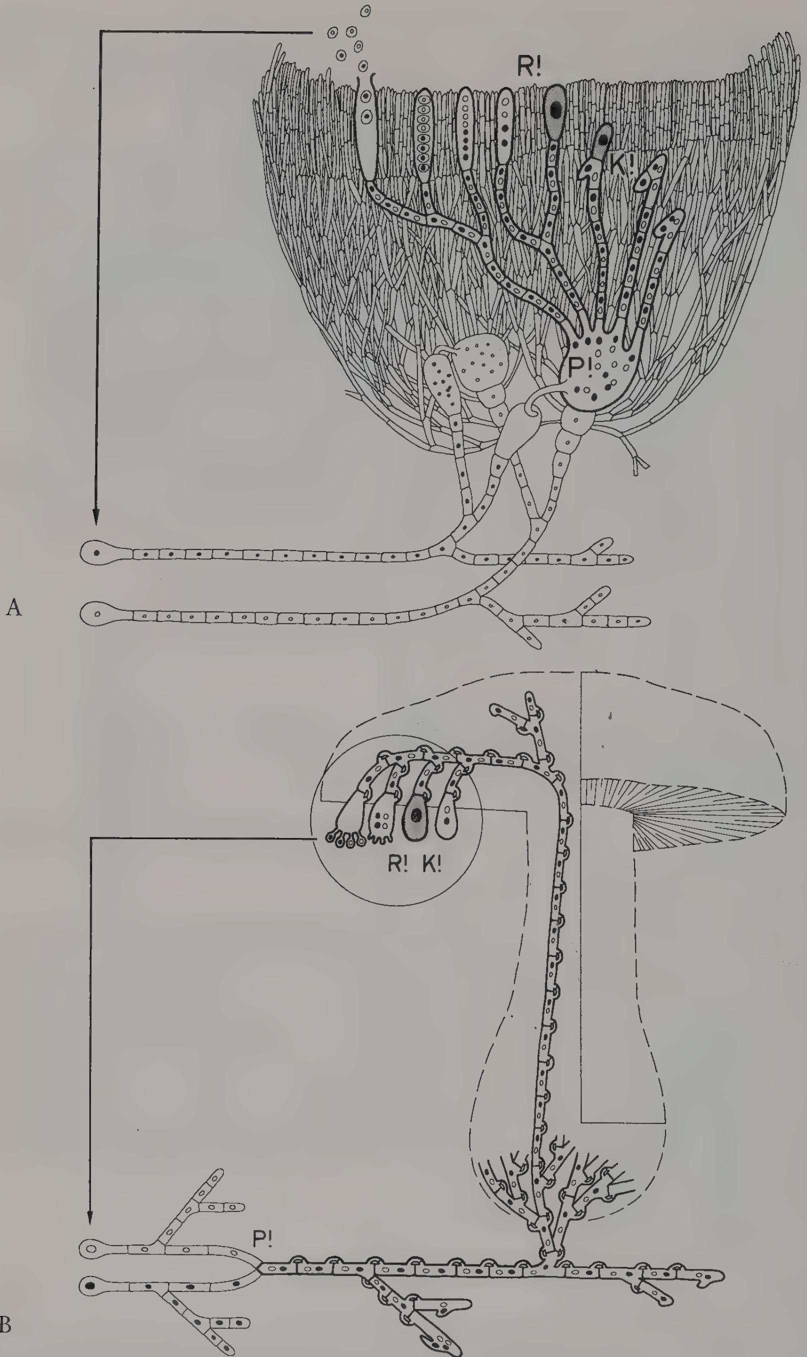
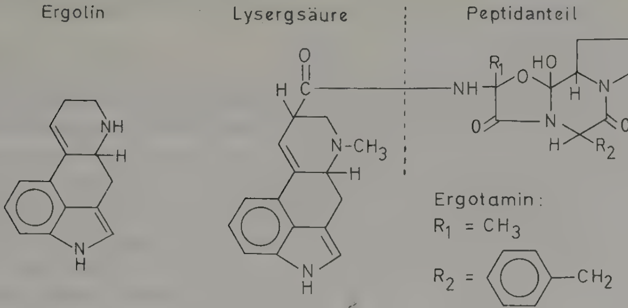


Abb. 14: Entwicklungszyklus eines diözischen Ascomyceten (A) und Basidiomyceten (B), schematisch. Hell: haploide Phase, dunkel: dikaryotische Phase; P! Plasmogamie, K! Karyogamie, R! Reduktionsteilung. (Nach Harder bzw. Nultsch, veränd.)

Die Formel des Ergotamins veranschaulicht den Strukturtyp der Peptidalkaloide:



Lysergsäurederivate sind, nachdem sie lange als typische Stoffwechselprodukte von *Claviceps purpurea* galten, auch bei anderen Pilzen (*Aspergillus-*, *Penicillium-* und *Rhizopus-*Arten) gefunden worden. Auf der Suche nach dem rauscherzeugenden Prinzip verschiedener Convolvulaceen-Samen wurden sie auch in höheren Pflanzen entdeckt (Lysergsäureamid und ähnliche, dem LSD nahestehende Verbindungen).

Wegen der medizinischen Bedeutung der Mutterkorn-Alkaloide wird heute ein planmäßiger «Anbau» durch Beimpfen von Roggenfeldern mit Konidiensuspensionen betrieben. Gleichzeitig wird versucht, den Pilz auch in saprophytischer Kultur zu einer technisch nutzbaren Stoffproduktion zu bringen.

11. Ordnung: Dothideales

Viele Saprophyten und Parasiten. *Lembosina gontardii* verursacht schwarze Flecken auf den Blättern der Bärentraube *Arctostaphylos uva-ursi.*

5. Klasse: Basidiomycetes, Ständerpilze

Das dem Ascus der Ascomyceten homologe Fortpflanzungsgebilde bei Basidiomyceten ist die ± keulenförmige Basidie. In ihr findet die Karyogamie mit anschließender Meiose statt. Im Gegensatz zu den Schlauchpilzen werden hier aber die – in der Regel 4 – Sporen in je einer Basidienausstülpung («Sterigma») scheinbar exogen abgeschnürt (Abb. 14 B; 15).

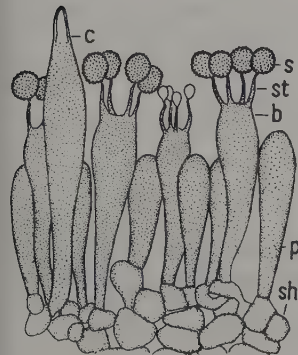


Abb. 15: Hymenium von *Russula rubra* (Russulales), Schnitt; b Basidie, s Basidiospore, st Sterigma, p Paraphyse, c Cystide, sh Subhymenium (500 ×). (Nach STRASB. veränd.)

Ihren Entwicklungsgang, der von dem eines Ascomyceten in mancher Hinsicht abweicht, zeigt Abb. 14 B: Die Basidiosporen keimen zu einem haploiden Mycel aus. Beim Zusammentreffen verschiedengeschlechtlicher Hyphen fusionieren zwei undifferenzierte Zellen miteinander (Somatogamie).

Es entsteht ein dikaryotisches Mycel, wobei es bei jeder Zellteilung zur «Schnallenbildung» (vergleichbar der Hakenbildung bei den Ascomyceten, jedoch ohne Kernverschmelzung) kommt. Dieses «Schnallenmycel» kann viele Jahre wachsen und unter bestimmten Bedingungen – die auslösenden Faktoren für diesen Differenzierungsprozeß sind noch nicht hinreichend bekannt – Fruchtkörper ausbilden, die sich besonders im Spätsommer und Herbst üppig entwickeln («Hutpilze»). Sie bestehen – im Gegensatz zu denen der Ascomyceten – allein aus dikaryotischem Hyphengeflecht. Im Bereich des Hymeniums, das Lamellen, Röhren, Leisten, Stacheln etc. bekleidet oder sich auch in inneren Kammern sich entwickelt, differenzieren sich Endzellen der Hyphenstränge zu Basidien. In diesen kommt es zur Kernverschmelzung und unter Reduktionsteilung zur Bildung von 4 haploiden Kernen (aber auch 8 Kerne kommen vor!). Diese treten in kurze Auswüchse der Basidien – Sterigmen – ein, die Sporen- und Sterigmenwand verschmilzt und die Basidiosporen werden abgeschnürt.

A. Unterklasse: Heterobasidiomycetidae

Die Vertreter dieser Unterklasse besitzen in der Regel solche Basidien, die durch Querwände in 4 Zellen unterteilt sind («Phragmobasidien»). Es handelt sich um wichtige Pflanzenparasiten, die insbesondere an Getreide als Schadpilze bekämpft werden.

Zu den «Brandpilzen» (**Ustilaginales** und **Tilletiales**) gehören u. a. die *Ustilago*-Arten (Flugbrand, Staubbrand). Den durch Wirts- und Generationswechsel gekennzeichneten und in einem Zyklus 5 verschiedene Sporentypen (haploide Basidiosporen, haploide Spermatien, dikaryotische Aecidiosporen, dikaryotische Uredosporen und dikaryotisch-diploide Teleutosporen als Überdauerungsformen) durchlaufenden Rostpilzen (**Uredinales**) gehören u. a. *Puccinia*- und *Uromyces*-Arten an. – *Puccinia graminis;* weit verbreiteter Getreiderost. Teleutosporen des Minzenrosts (*Puccinia menthae*) und des Malvenrosts (*Puccinia malvacearum*) findet man gelegentlich als Verunreinigungen der entsprechenden Arzneidrogen.

B. Unterklasse: Homobasidiomycetidae

Ihre Basidien sind ausnahmslos einzellig («Holobasidien»). Die Sporen keimen stets mit Hyphen aus. Hierzu gehören die weitaus meisten Speise- und Giftpilze.

Wir nennen die wichtigsten Ordnungen:

I. Fruchtkörper verschieden gestaltet; ihre Oberfläche von vornherein ganz oder teilweise vom Hymenium bedeckt («Aphyllophorales»).

1. Ordnung: Poriales

Hierzu gehören u. a. die krustenartigen Rindenpilze (**Corticaceae**) wie der häufige, holzbewohnende Schmetterlingsporling (*Coriolus versicolor*) und der Zunderschwamm (*Fomes fomentarius*).

2. Ordnung: Cantharellales

mit den Leistenpilzen (**Cantharellaceae**), z. B. dem Pfifferling *Cantharellus cibarius*.

3. Ordnung: Polyporales

mit den konsolenförmigen Fruchtkörpern der *Polyporus*-Arten und anderer Porlinge und dem zur Zucht geeigneten Austernseitling *Pleurotus ostreatus*.

II. Lamellen- und Röhrenpilze. Das Hymenium, meist im Inneren der Fruchtkörper angelegt, wird durch Entfaltung der Hüte (an ihrer Unterseite) freigelegt.

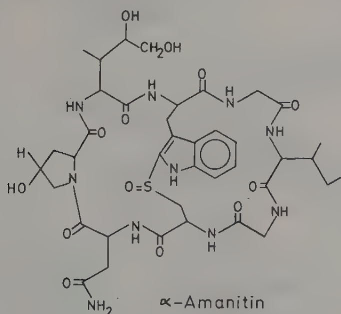
4. Ordnung: Russulales

Täublinge (*Russula*) und Milchlinge (= Reizker, *Lactarius*) mit terpenoidführenden Milchsafthyphen.

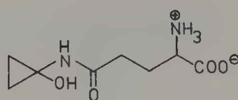
5. Ordnung: Agaricales

Wichtigste Gruppe von Lamellenpilzen mit bekannten Speisepilzen, wie z. B. dem Zuchtchampignon *Agaricus bisporus*, eine Art mit ausnahmsweise 2 (sonst 4) zweikernigen Sporen pro Basidie, sowie mit gefährlichen Giftpilzen, z. B. einigen Arten aus der Gattung *Amanita*.

Über einige der wichtigsten N-haltigen **Basidiomycetengifte** der Agaricales sind wir bereits gut unterrichtet. Die *Amanita*-Arten *A. virosa*, *A. verna* und *A. phalloides* (weiße bzw. grüne Knollenblätterpilze) enthalten als Giftstoffe eine Reihe einander ähnlicher zyklischer Oligopeptide, die durch die Verdauungsenzyme nicht angegriffen werden. Während die Phallotoxine, bizyklische Heptapeptide mit schnell einsetzender Giftwirkung bei parenteraler Verabreichung, für die orale Vergiftung durch Knollenblätterpilze von untergeordneter Bedeutung sind, stellen die Amatoxine das eigentlich toxische Prinzip dar. Das α-Amanitin, ein bizyklisches Octapeptid, hemmt die RNA-Polymerase II und damit die Nukleinsäuren- bzw. Proteinsynthese. Wegen der relativ langen Latenzzeit kommen therapeutische Maßnahmen meist zu spät. Unter Auftreten von Leber- und Nierennekrosen, Muskelkrämpfen und Atemlähmung sind die Vergiftungen in der Regel tödlich. Ähnliche Verbindungen sind in jüngster Zeit auch in *Cortinarius*-Arten (Schleierlinge) nachgewiesen worden.



α-Amanitin



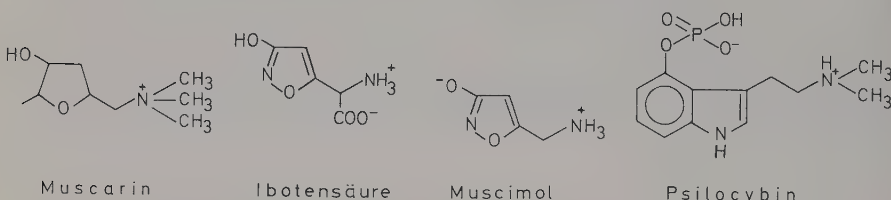
Coprin

Als Antidot werden neuerdings Komponenten des Silymarins (Gemisch antihepatotoxisch wirksamer Flavanolignane aus den Früchten der Mariendistel, *Silybum marianum*) propagiert.

Silibinin-C-2,3-dihydrosuccinat (als Legalon SIL Ampullen im Handel) soll die Letalität bei Knollenblätterpilzvergiftungen gegenüber der bisherigen Therapie um mehr als 50% senken.

Vergiftungen durch Genuß von Rißpilzen (*Inocybe*-Arten) oder Trichterlingen (*Clitocybe*-Arten) sind dagegen weniger bedrohlich, weil die Wirkungen des in ihnen enthaltenen Parasympathomimeticums Muscarin therapeutisch beeinflußbar sind.

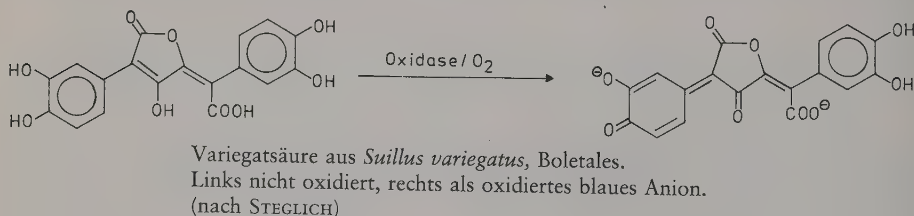
Die Giftigkeit von Fliegenpilz (*Amanita muscaria*) und Pantherpilz (*A. pantherina*) beruht weniger auf dem Gehalt an Muscarin, sondern auf dem Vorkommen toxischer (und halluzinogen wirkender) 3-Hydroxy-isoxazolderivate (Ibotensäure, Muscimol). Die halluzinogene Wirkung mancher anderer Pilze, insbesondere der *Psilocybe*-Arten (z. B. *P. mexicana*) geht auf die Indolderivate Psilocybin und Psilocin zurück.



Coprinus atramentarius, der Faltentintling, zeigt nur in Verbindung mit Alkoholgenuß eine gefährliche Giftwirkung. Als Ursache ist das Coprin anzusehen, ein N-(1-Hydroxycyclopropyl)-L-glutamin, aus dem im Körper durch Spaltung 1-Aminocyclopropanol entsteht. Diese Verbindung ist ein wirksamer Aldehyddehydrogenasehemmstoff, der kompetitiv mit NAD um das aktive Zentrum des Enzyms konkurriert. Es kommt also wie beim synthetischen Disulfiram (Antabus®) zu einer toxischen Acetaldehydakkumulation im Körper mit Kopfschmerzen, Schweißausbrüchen, Angstzuständen, Erbrechen bis hin zu Blutdruckabfall und Einsetzen eines Schockzustandes.

6. Ordnung: Boletales

Zu dieser Ordnung gehören die bekannten Röhrenpilze, unter denen sich viele geschätzte Speisepilze befinden, wie der Steinpilz *Boletus edulis* und der Maronenröhrling *Xerocomus badius*. Die Einordnung der Kremplinge (z. B. des Kremplings, *Paxillus involutus*) wird durch das wie bei den Röhrenpilzen leicht vom Pilzkörper abhebbare Hymenium verständlich. Viele dieser Fruchtkörper färben sich beim Anschneiden blau. Die Färbung geht auf Pulvinsäurederivate (z. B. Variegatsäure) bei Anwesenheit von Oxidasen zurück; vgl. Formel.



Variegatsäure aus *Suillus variegatus*, Boletales.
Links nicht oxidiert, rechts als oxidiertes blaues Anion.
(nach STEGLICH)

III. «Bauchpilze». Die geschlossenen Fruchtkörper öffnen sich erst nach der Sporenreife. Die sporenbildende Innenmasse – Gleba genannt – verwandelt sich bei der Reife in staubartige (Boviste, Stäublinge, Erdsterne) oder in schmierige, übelriechende Sporenmassen (Stinkmorcheln).

7. Ordnung: Lycoperdiales (Stäublinge)

8. Ordnung: Geastrales

Die äußere Hülle der Fruchtkörper (Exoperidie) löst sich sternförmig nach außen von der inneren, glebahaltigen Hülle (Endoperidie) ab. – Erdsterne, *Geastrum.*

9. Ordnung: Nidulariales

Mehrere Glebabereiche liegen wie kleine Geldstücke in der becherförmigen Peridie. – Teuerling, *Cyathus* (Abb. 16 C).

10. Ordnung: Phallales

Fruchtkörper im jungen Zustand von der gallertigen Peridie umgeben, die später gesprengt wird und die Gleba freigibt. Ähnlich entstehen die exotisch anmutenden Gitterpilze (*Clathrus*) und Tintenfischpilze (*Anthurus*), Abb. 16 B.

Anhang: **Deuteromycetes (Fungi imperfecti).**

In dieser künstlichen Sammelgruppe ist eine große Zahl von Pilzen zusammengefaßt, von denen eine geschlechtliche Fortpflanzungsform unbekannt und deren genauere systematische Einordnung deshalb vorläufig nicht möglich ist. Zahlreiche pathogene, Mykosen hervorrufende Pilze – erwähnt seien nur die Dermatophyten *Trichophyton, Mikrosporon* und *Epidermophyton* – gehören zu den Fungi imperfecti.

Pharmazeutisch wichtige Pilze

Endomycetidae. *Saccharomyces cerevisiae* («Hefe», Faex medicinalis; B-Vitamine).

Eurotiales. *Aspergillus*-Arten (Enzyme: Amylase, Proteasen; organische Säuren), *A. flavus* (Aflatoxine), *Cephalosporium*-Arten (Cephalosporine), *Penicillium notatum* und *P. chrysogenum* (Penicilline).

Clavicipitales. *Claviceps purpurea* («Secale cornutum»; Lysergsäure-Alkaloide).

Agaricales. *Psilocybe mexicana* (Psilocybin).

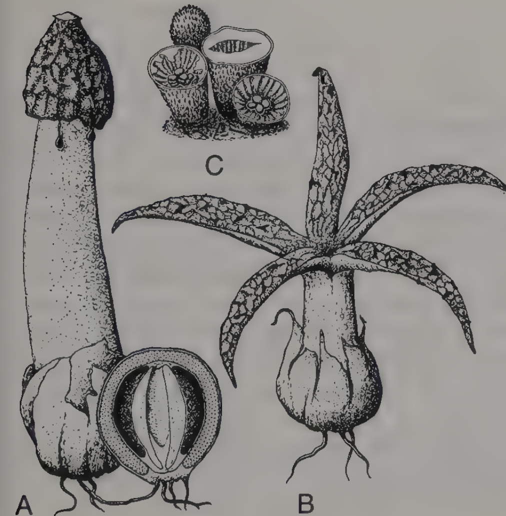


Abb. 16: Homobasidiomycetidae, «Bauchpilze». A, B Phallales; C Nidulariales. A *Phallus impudicus* (Stinkmorchel); reifer Fruchtkörper mit Gleba-Tropfen am Hut und junger Fruchtkörper im Längsschnitt (½ ×). B *Anthurus archeri* (Tintenfischpilz; ½ ×). C *Cyathus striatus* (gestreifter Teuerling; nat. Größe). (A nach Lange, B nach Poelt, Jahn & Caspari; C nach Gramberg.)

Anhang: Lichenes, Flechten

Die Flechten sind in verschiedener Hinsicht eine Pflanzengruppe besonderer Art. Man wird sie weder in morphologischer noch in systematisch-phylogenetischer Hinsicht als einheitlich ansehen dürfen. Verschiedene Algen (Cyanophyceen wie auch Chlorophyceen, selten Xanthophyceen und Phaeophyceen) haben sich mit verschiedenen Pilzsippen (Ascomyceten, sehr selten Basidiomyceten) zu einem morphologisch, physiologisch und biochemisch ± neuartigen Gebilde zusammengeschlossen («Symbiose», Abb. 17). Etwas vereinfachend läßt sich sagen, daß der Pilz («Mycobiot»), der in der Regel das Skelett des Flechtenkörpers liefert, die Verbindung zum Substrat (Erde, Gestein, Baumrinde) vermittelt, während die von ihm «umsponnenen» Algen («Phycobioten» oder «Photobioten») auf Grund ihrer Photosynthesetätigkeit die Primärproduktion organischen Materials besorgen. Die Flechtenalgen können offenbar auch frei in der Natur existieren, der Pilz ist indessen – von künstlichen Bedingungen abgesehen – auf die Verbindung mit der Alge angewiesen. Die ausgekeimten (Pilz-)Sporen der Flechten können erst in Gegenwart einer Alge wieder zu einer Flechte heranwachsen.



Abb. 17: *Sticta fuliginosa,* Thallusquerschnitt (250 ×). (Nach SACHS.)

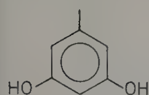
So erscheinen uns die Flechten mehr als eine bloß zufällige symbiotische Gemeinschaft zwischen einer Pilz- und Algensippe. Eine gewisse Eigenevolution dieser Doppellebewesen ist denkbar.

Für die Sonderstellung der Flechten spricht auch die Synthese eigener «**Flechtenstoffe**». Unter diesem Namen wird eine chemisch recht heterogene Gruppe von Sekundärstoffen zusammengefaßt, die in der Flechte wohl stets vom Pilz produziert werden. Über die physiologische Bedeutung dieser «Flechtensäuren» besteht weitgehend Unklarheit. Einige neuere Befunde sprechen für eine Beteiligung an permeabilitätserhöhenden Mechanismen im Rahmen des Stoffaustausches zwischen Alge und Pilz. Das Vorkommen der verschiedenen Flechtenstoffe ist in der Taxonomie zur Abgrenzung und Charakterisierung von Flechtensippen seit langem von großer Bedeutung. Einige dieser Verbindungen seien hier erwähnt:

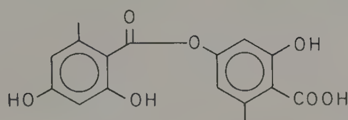
a) Charakteristische Depside, die sich aus jeweils 2 Monocarbonsäuren vom Orcin und β-Orcin-Typ zusammensetzen, z. B. Lecanorsäure.

Durch hydrolytische Spaltung solcher Depside entstehen eine Reihe von Verbindun-

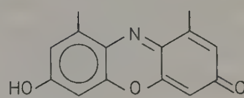
gen, die infolge ihres Wohlgeruches für die Parfüm- und Seifenindustrie von Interesse sind; *Pseudevernia furfuracea* liefert Mousse d'Arbre, *Evernia prunastri* u. a. Mousse de Chêne. Unter Mitwirkung von NH_3 wird aus depsidhaltigen Flechten durch «Lackmusgärung» der Lackmusfarbstoff hergestellt, der als Chromophor eine 7-Hydroxyphenoxazonstruktur führt.



Orcin



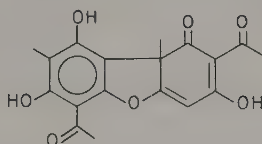
Lecanorsäure



Chromophore Gruppe des Lackmus-Farbstoffs

b) Gleichfalls sehr verbreitet sind die sich von den Depsiden durch eine Äthergruppe unterscheidenden Depsidone. Hierzu gehört die Fumarprotocetrarsäure, deren Vorkommen taxonomische Bedeutung hat und die wie andere Flechtensäuren mit einer Aldehydgruppe bei der Flechtenbestimmung durch das p-Phenylendiaminreagenz nachgewiesen wird. Auch Stictinsäure, die in der Lungenflechte *Lobaria pulmonaria* mengenmäßig vorherrschende Flechtensäure, ist ein Depsidon.

c) Von weiteren Flechtensäuren sei die Usninsäure erwähnt, ein Dibenzofuranderivat, das bei Flechten weit verbreitet ist und u. a. in den bekannten Vertretern der Gattungen *Usnea, Cetraria, Cladonia* und *Ramalina* vorkommt. Ihre antibiotische Wirkung wird in verschiedenen Arzneispezialitäten – nur zur lokalen Anwendung als Puder oder Lutschtablette – genutzt.



Usninsäure

d) Interessant ist das offenbar nicht seltene Vorkommen von Anthrachinonen und Naphthochinonen in Flechten. So ist z. B. das Naphthochinonderivat Rhodocladonsäure das Pigment der rotgefärbten Apothecien vieler bekannter *Cladonia*-Arten. Für viele Flechten charakteristisch ist das auch bei höheren Pflanzen gefundene Parietin (= Physcion), sehr selten hingegen sind Emodin und Chrysophanol oder die flechtenspezifischen chlorhaltigen Anthraverbindungen.

An Reservepolysacchariden kennt man u. a. das Lichenin und Isolichenin aus den Gattungen *Cetraria, Roccella* und *Usnea.* Es sind unverzweigte Polysaccharide, bei denen Glukosemoleküle 1,3- und 1,4-β-glykosidisch (Lichenin) oder α-glykosidisch (Isolichenin) verknüpft sind. Das «isländische Moos» *Cetraria islandica* (vgl. Abb. 18 A) wird wegen des Polysaccharidgehaltes als Schleimdroge verwendet, während andere Flechten auch gegessen werden.

So gilt z. B. in Japan *Umbicilaria esculenta* noch heute als Delikatesse; auch *Sphaerothallia esculenta* (= *Lecanora esculenta;* Manna der Bibel?) ist eßbar. Im nördlichen Skandinavien, auf Spitzbergen und Island dienten vor noch nicht allzu langer Zeit Flechten nach Extraktion der Sekundärstoffe mittels Sodalösung (leichtlösliche Alkalisalze der Flechtensäuren) der menschlichen

Ernährung. Flechten wie *Cladonia rangiferina, Cl. alpestris* u. a. Arten sind auch das Hauptnahrungsmittel der nordischen Rene. Giftig ist die arktisch-alpine Strauchflechte *Letharia vulpina.*

Die Verbreitung der Flechten erfolgt sehr häufig ungeschlechtlich durch Soredien, d. h. kleine, von Pilzhyphen umsponnene Algenzellgruppen. Zur geschlechtlichen Vermehrung, die allein die Flechtenpilze vollziehen, dienen Apothecien bzw. Perithecien oder auch kleine, eingesenkte Pyknidien, manchmal auf eigenen Trägern (Podetien) stehend, wie bei *Cladonia,* Abb. 18 B.

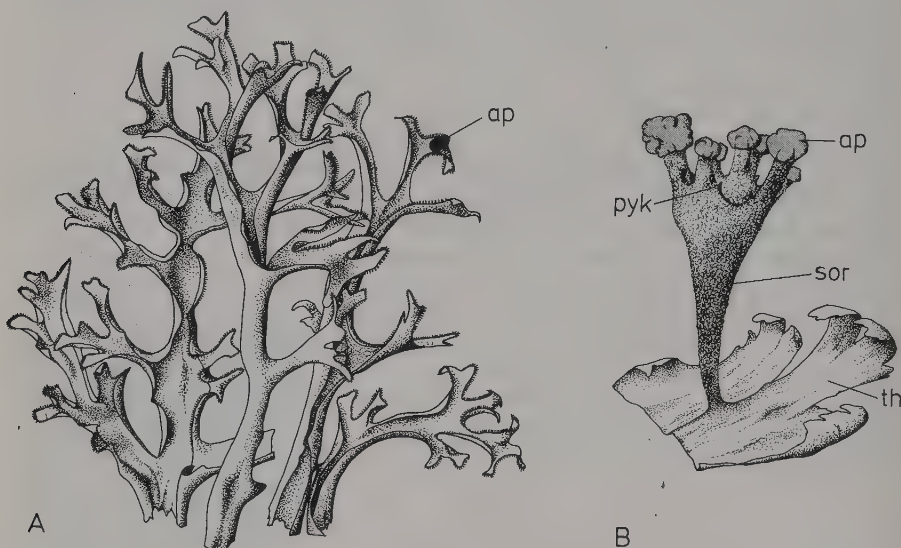


Abb. 18: Strauchflechten. A *Cetraria islandica.* B *Cladonia spec.* (beide I ×). ap Apothecium, pyk Pyknidium, sor Soredien am Podetium, th Thalluslappen.

Die Flechten sind besonders an kühlen, luftfeuchten Orten üppig entwickelt, vermögen aber auch Trockenheit sowie hohe und tiefe Extremtemperaturen (bis − 196° C!) längere Zeit zu ertragen. Besonders empfindlich sind sie gegenüber Rauchgasen («Flechtenwüsten» der Industriestädte). Das gilt für die größeren, aufrecht wachsenden Strauchflechten (z. B. *Cetraria, Cladonia*) ebenso wie für die flächig wachsenden Laubflechten (z. B. *Lobaria*) oder die meist eng mit dem Gestein verbundenen, aber auch auf Rinden oder Holz wachsenden Krustenflechten.

Die natürliche Gliederung der Flechten gründet sich auf den Fruchtkörpern der Mycobioten und liegt in ersten Entwürfen vor. Die weit umfangreichste Ordnung ist die zu den Ascomyceten gestellte «Ascolichenes»-Ordnung der Lecanorales (s. S. 41).

Literatur Mycophyta* und Lichenes

Ahmadjian, V. and M. E. Hale (eds.): The Lichens. Acad. Press, London, New York, 1973.
Ainsworth, G. C. and A. S. Süssman: The Fungi. 4 Bde, Acad. Press, London, New York, 1965–1973.

* für «Mikroorganismen» siehe auch Literatur Prokaryota

BENEDICT, R. G.: Chemotaxonomic relationships among the Basidiomycetes. Adv. Appl. Microbiol. 13: 1–23, 1970.
BESL, H., A. BRESINSKY und I. KRONAWITTER: Notizen über Vorkommen und systematische Bewertung von Pigmenten in Höheren Pilzen (1). Z. f. Pilzk. 41: 81–98, 1975.
BÖTTICHER, W.: Technologie der Pilzverwertung. Biologie, Chemie, Kultur, Verwertung, Untersuchung. Ulmer-Verl., Stuttgart, 1974.
BRESINSKY, A. und G. SCHNEIDER: Nitratreduktion durch Pilze und die Verwertbarkeit des Merkmals für die Systematik. Biochem. Syst. Ecol. 3: 129–135, 1975.
CULBERSON, C. F.: Chemical and botanical guide to lichen products. The Univ. of North Carolina Press, Chapel Hill, 1969. Suppl. 1: The Bryologist 73: 177–377, 1970. Suppl. 2: The American Bryol. and Lich. Soc., St. Louis, 1977.
CULBERSON, C. F. and W. L. CULBERSON: Chemosyndromic variation in lichens. Syst. Bot. 1: 325–339, 1976.
DÖPP, H. und H. MUSSO: Fliegenpilzfarbstoffe II. Isolierung der Farbstoffe aus *Amanita muscaria.* Chem. Ber. 106: 3473–3482, 1973.
DUTTA, S. K. and M. OJHA: Relatedness between major taxonomic groups of fungi based on the measurement of DNA nucleotide sequence homology. Molec. Gen. Genetics 114: 232–240, 1972.
EICH, E.: Mutterkorn-Alkaloide und therapeutisch genutzte Derivate. Pharm. heute, 2: 207–212, 1979 (Beilage Dtsch. Apoth. Ztg.).
ELIX, J. A. and A. A. WHITTON: Recent progress in the chemistry of lichen substances. Progr. Chem. Org. Nat. Prod. 45: 103–234, 1984.
EUGSTER, C. H.: Pilzfarbstoffe, ein Überblick aus chemischer Sicht mit besonderer Berücksichtigung der Russulae. Z. f. Pilzk. 39: 45–96, 1973.
FAULSTICH, H., B. KOMMERELL and TH. WIELAND: Amanita toxins and poisoning. Verl. G. Witzstrock, Baden-Baden, Köln, New York, 1980.
FEIGE, G. B. und B. P. KREMER: Flechten – Doppelwesen aus Pilz und Alge. Vorkommen, Lebensweise, Bestimmung. Kosmos-Verl., Stuttgart, 1979.
FREY, H., H. HURKA und F. OBERWINKLER: Beiträge zur Biologie der niederen Pflanzen. G. Fischer-Verl., Stuttgart, New York, 1977.
GEDEK, B.: Kompendium der medizinischen Mykologie. Parey-Verl., Berlin, Hamburg, 1980.
GRÖGER, D.: Gewinnung und Biosynthese von Lysergsäurederivaten. Pharmazie 36: 210–211, 1981.
HALL, R.: Molecular approaches to taxonomy of fungi. Bot. Rev. 35: 285–304, 1969.
–: Electrophoretic protein profiles as criteria in the taxonomy of fungi and algae. Bull. Torr. Bot. Club 100: 253–259, 1973.
HENSSEN, A. und H. M. JAHNS: Lichenes; eine Einführung in die Flechtenkunde. Thieme-Verl., Stuttgart, 1974 (Taschenbuch).
HUNECK, S.: Chemie und Biosynthese der Flechtenstoffe. Fortschr. Chem. Org. Naturst. 29: 209–306, 1971.
KENDRIK, B.: Taxonomy of fungi imperfecti. Toronto Univ. Toronto Press, 1971.
LANGGATH, W.: Mutterkorn – Chamäleon unter den Drogen. Dtsch. Apoth. Ztg. 120: 319–324, 1980.
MÜLLER, E. und W. LOEFFLER: Mykologie. Thieme-Verl., Stuttgart, 1982 (Taschenbuch).
RIETH, H.: Mykosen und Antimykotika. Pharmazie i. u. Z. 11: 1–17, 1982.
RUNDEL, P. W.: The ecological role of secondary lichen substances. Biochem. Syst. Ecol. 6: 157–170, 1978.
SEELIGER, H. P. R. und T. HEYMER: Diagnostik pathogener Pilze des Menschen und seiner Umwelt. Thieme-Verl., Stuttgart, New York, 1981.
SIEBERT, D. und H. HUSTEDE: Citronensäurefermentation – biotechnologische Probleme. Chem.-Ing.-Tech. 54: 659–669, 1982.
SMITH, J. E., D. R. BERRY and B. KRISTIANSEN: Fungal Biotechnology. Academic Press, London, New York, 1980.
SPRECHER, E.: Bildung und Bedeutung flüchtiger Stoffwechselprodukte aus Pilzen. Dtsch. Apoth. Ztg. 114: 1419–1422, 1974.

Steglich, W.: Pilzfarbstoffe. Chemie i. u. Z. 9: 117–123, 1975.
Steglich, W.: Pigments of higher fungi (Macromycetes) in: Czygan, F.-C. (ed.) Pigments in plants, G. Fischer-Verl., Stuttgart, New York, 370–392, 1980.
Steyn, P. S. (ed.): The biosynthesis of mycotoxins. A study in secondary metabolism. Academic Press, London, New York, 1980.
Uraguchi, K. and M. Yamazaki: Toxicology, biochemistry and pathology of mycotoxins. Wiley, New York, London, Sydney, Toronto, 1978.
Webster, J.: Pilze; eine Einführung. Springer-Verl., Berlin, Heidelberg, New York, 1983.

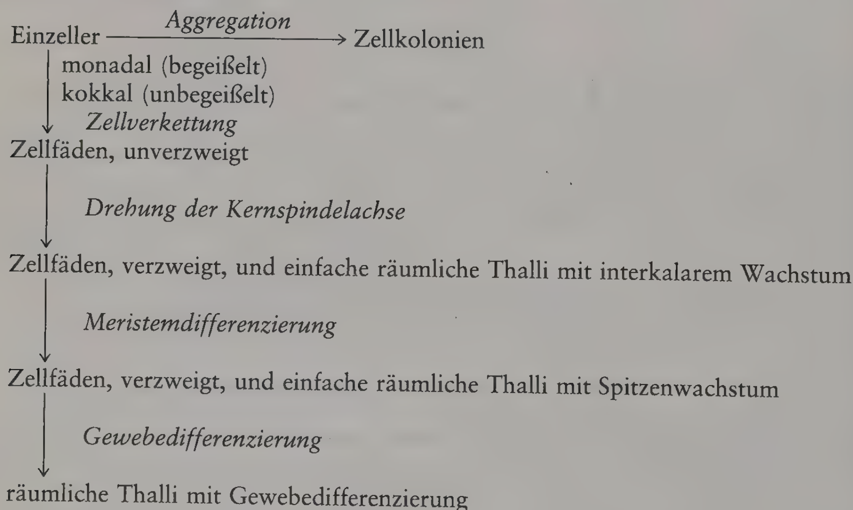
4.–10. Abteilung: Eukaryotische Algen

Die Algen sind, von wenigen Ausnahmen abgesehen, photoautotrophe (grüne) Wasserpflanzen. Sie besitzen weder die hochentwickelten Organe der Kormophyten noch die typischen Schutzeinrichtungen der Landpflanzen. Insbesondere fehlt ihren Sporangien und Gametangien (Behältern, in denen Sporen bzw. Gameten gebildet werden) im Gegensatz zu den «Archegoniaten» die schützende Hülle aus sterilen Wandzellen.

Es ist schwer, in die Fülle von einzelligen (nackten oder behäuteten, begeißelten oder unbegeißelten), fädigen (unverzweigten oder verzweigten), blattartigen oder sproßähnlichen Gebilden (Abb. 19), die zudem je nach vorherrschenden Chromatophorenfarbstoffen grün, gelbbraun, braun oder rot gefärbt sein können, eine auf Verwandtschaft gegründete Ordnung zu bringen.

Weitgehend akzeptiert ist heute die Vorstellung, daß sich die verschiedenen Abteilungen der eukaryotischen Algen, von flagellatenartigen Vorläufern ausgehend, getrennt entwickelt haben. Dabei können in jeder Klasse ähnliche Entwicklungsstufen (Organisationsstufen) durchlaufen worden sein. Deren wichtigste sind (wir beginnen bereits mit der geißellosen, «kokkalen» Stufe):

a) in der Thallusentwicklung:



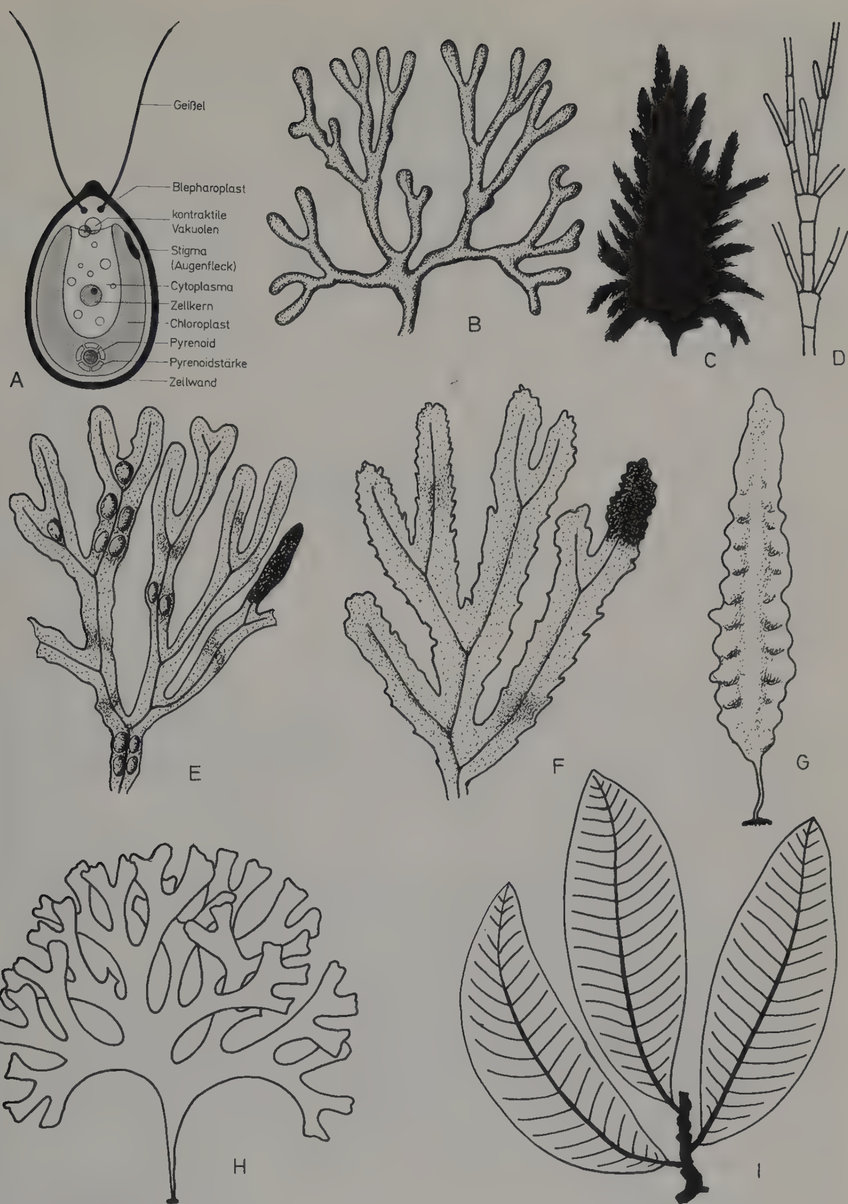
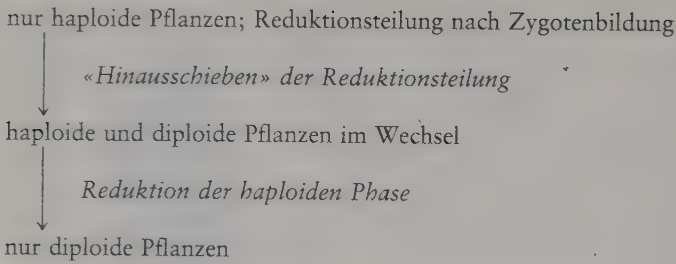
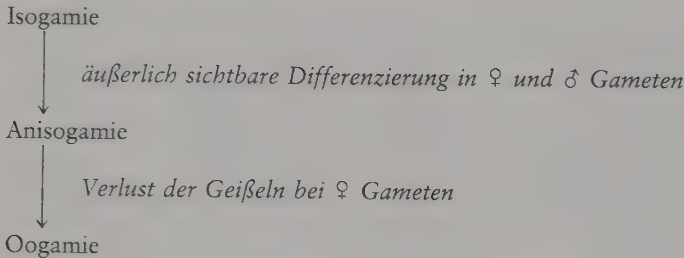


Abb. 19: Eukaryotische Algen verschiedener Organisationshöhe: A–D Chlorophyceae (Grünalgen). A *Chlamydomonas,* schem. (begeißelter Einzeller). B *Codium fragile.* C, D *Cladophora rupestris,* Habitus und Fadenausschnitt. E–G Phaeophyceae (Braunalgen). E Blasentang *Fucus vesiculosus,* mit luftführenden Schwimmblasen und F Sägetang *Fucus serratus,* beide mit punktförmigen Konzeptakeln (eingesenkten Vermehrungsorganen) an Thallusenden. G Zuckertang *Laminaria saccharina.* H–I Rhodophyta (Rotalgen). H Irisch «Moos» *Chondrus crispus.* I Seeampfer, *Delesseria sanguinea* mit sproßachsen- und blattartiger Differenzierung (B, C, E, F, H, I: ⅔ ×; D 150 ×; G 1/25 ×). (A nach Wartenberg, B–I Originale B. P. Kremer.)

b) im Kernphasenwechsel:



c) in der Sexualität:



Vermehrung: Neben sexueller ist auch asexuelle Fortpflanzung verbreitet, sei es vegetativ (z. B. durch Teilung) oder durch Sporenbildung. Bei der letzteren gehen der Bildung begeißelter oder unbeweglicher Sporen in der Regel mitotische Kernteilungen mit nachfolgender Protoplastenteilung voraus.

Ein **Generationswechsel** (Abb. 20) fehlt bei verschiedenen – primitiver organisierten – Algen. Die Pflanzen selbst sind haploid. Sie entlassen begeißelte Gameten. Die durch Kopulation entstandene diploide Zygote teilt sich unter Reduktionsteilung in meist 4 haploide (sog. Meio-)Sporen auf. Diese wachsen wiederum zu haploiden Organismen aus. Selbstverständlich kann sich der Haplont auch durch – haploide – Zoosporen ungeschlechtlich vermehren.

Bei den meisten Algen wächst die Zygote zu einem – ebenfalls diploiden – Sporophyten aus. Erst bei dessen (Zoo-)Sporenbildung findet die Reduktionsteilung statt. Gametophyt und Sporophyt sind verschieden-, manchmal aber auch gleichgestaltet.

Bei manchen, zum Teil auch anderweitig stärker abgeleiteten Algengruppen ist schließlich die haploide Phase dadurch vollkommen «zusammengeschrumpft», daß die Sporen ohne Bildung eines Gametophyten zu Gameten geworden sind und miteinander kopulieren können. Es findet sich hierbei ausschließlich Oogamie. Beispiele: Diatomeen, *Fucus* unter den Braunalgen.

Eine Reihe vorwiegend einzelliger, aber auch koloniebildender Algen sind infolge der Ausbildung von **Geißeln** beweglich. Diese Geißeln haben die charakteristische «2 + 9-Struktur» der Eukaryoten (Abb. 21). Derartige Algen werden, unabhängig von ihrer systematischen Stellung, als Flagellaten bezeichnet. Bei den höher organisierten Formen fehlt die Begeißelung der vegetativen Zellen, ist aber bei Gameten und Zoosporen meist noch vorhanden (nicht bei Rhodophyta!). Die Zoosporen sind durch kontraktile Vakuolen und meist auch durch einen roten Augenfleck und ein Chromatophor ausgezeichnet. Ihre Begeißelung ist bei den einzelnen Abteilungen verschieden: 2 (oder 4)

Abb. 20: Generationswechsel bei Algen, schematisch.
A *Ulothrix*. B *Cladophora*. C *Laminaria*. – G Gametophyt (hell). S Sporophyt (dunkel). R! Reduktionsteilung. (Nach HARDER.)

gleichlange bei den Grünalgen, 2 ungleich lange, seitlich befestigte bei den Braunalgen, 2 ungleich lange, aber apikal befestigte bei etlichen Chrysophyta.

Zellwand: Während bei einer Reihe von Algen («nackte» Flagellaten) periphere Schichten des Cytoplasmas die Funktion einer «Zellwand» übernehmen können («Periplast»; «Pellicula»), haben die übrigen Algen aus Kohlenhydraten aufgebaute Zellwände. Neben Pektinen – z. T. mit Inkrustierungen oder Auflagerungen von Kieselsäure und Ca- oder Mg-Carbonat – sind auch mikrofibrilläre zelluloseähnliche Strukturen sowie saure Schleimsubstanzen als Wandbausteine zu nennen.

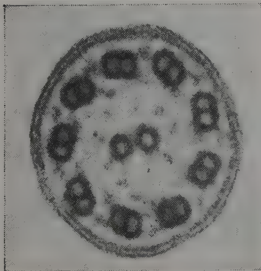


Abb. 21: Querschnitt durch eine Geißel von *Pseudotrichonympha* (tierischer Flagellat) (65 000 ×; nach GIBBONS & GRIMSTONE.)

In der folgenden ausführlicheren Darstellung beschränken wir uns auf die wichtigeren Algenabteilungen, nämlich Rhodophyta, Chrysophyta und Chlorophyta.

Aus der Tabelle 1 gehen die wesentlichen chemischen Merkmale hervor: Die (nur?) phytochemische Ähnlichkeit der Diatomeen und Phaeophyceen, die deutlichen Verschiedenheiten zwischen diesen, den Rhodophyta und den Chlorophyta, sowie die auffälligen Gemeinsamkeiten zwischen den Grünalgen und den höheren Pflanzen.

Tab. 1: Die vier wichtigsten Algengruppen und ihre chemischen Charakteristika. sp = Spuren

	Rotalgen Rhodophyta	Kieselalgen Diatomeae	Braunalgen Phaeophyceae	Grünalgen Chlorophyta
Chlorophylle a	+	+	+	+
b	–	–	–	+
c	–	+	+	–
Phycobiliproteide	+	–	–	–
Carotinoide α	sp	sp	–	sp
β	+	+	+	+
Xanthophylle:				
Diadinoxanthin	–	+	sp	–
Diatoxanthin	–	+	sp	–
Fucoxanthin	–	+	+	–
Lutein	+	–	–	+
Zeaxanthin	+	–	(+)	+
niedermolekulare Kohlenhydrate	Floridosid, bei Ceramiales Glycerinsäure-mannosid (Ausn. *Bostrychia*)	verschiedene Hexosen	Mannitol, bei *Pelvetia* zusätzlich Volemitol	Saccharose + verschiedene Pentosen und Hexosen
Reserve-Polysaccharide	«Florideen»-Stärke	Chrysolaminarin: 1,3-β-D-Polyglukan	Laminarin: 1,3-β-D-Polyglukan + Mannitolrest	Stärke; (bei Dasycladales: Inulinartige Polyfruktane)
Zellwand-Polysaccharide	Pektine; Polyglukane; Zellulose; Polygalaktane: saure Schleime (Agar, Carrageenane)	Pektine; Polyglykane	Pektine; Polyglykane: neben Zellulose insbesondere saure Schleime (Alginate und Fucoidan)	Pektine; Polyglykane, insbesondere echte Zellulose

4. Abteilung. Cryptophyta

Vorwiegend begeißelte Einzeller ohne echte Zellwand. Mit Phycobiliproteiden, die aber nicht wie bei den Rotalgen in Phycobilisomen lokalisiert sind.

5. Abteilung. Rhodophyta, Rotalgen

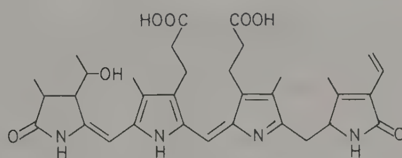
Die Rotalgen mit ihren ca. 4000 Arten schließen insofern an die Cyanobakterien (und Cryptophyten) an, als sie ebenso wie diese durch ähnlich strukturierte Phycobiliproteide gekennzeichnet sind (s. u.) und phylogenetisch aus diesen entstanden sein dürften. Allerdings sind sie Eukaryoten, deren Zellen mit einem echten Zellkern und typischen Chromatophoren ausgestattet sind und eine zellulosehaltige Wand mit Pektin und Polygalaktan-Schleimen besitzen.

Die Rotalgen leben fast ausschließlich im Salzwasser (*Batrachospermum* aber ist eine bekannte Süßwasser-Gattung) und sind als vielzellige Benthonten mit Haftfäden oder -scheiben an Steinen oder Wasserpflanzen festgewachsen. Eine einzellige Rotalge ist die häufige Erdalge *Porphyridium*.

Generationswechsel und Fortpflanzungsweise der Rotalgen weichen in charakteristischer Weise von dem der übrigen Algen durch das Einschalten einer scheinbar dritten Generation ab.

Am Gametophyten bilden sich ♂ und ♀ Gametangien. Die ♀ Gametangien («Karpogone») sind meist zu einem schlanken Empfängnisorgan («Trichogyne») ausgewachsen. Die Befruchtung der Eizelle durch die unbegeißelten ♂ Gameten («Spermatien») erfolgt innerhalb des Karpogons. Auch die Zygote verbleibt am Gametophyten und keimt zu diploiden, sporogenen Fäden («Gonimoblasten») aus (Ausnahme: Bangiales), die in ihrer Gesamtheit als Gonimokarp bezeichnet und verschiedentlich als eine eigene Generation gedeutet werden («Karposporophyt»). An den Enden der Gonimoblasten werden sog. Karposporangien gebildet, in denen ohne Meiose jeweils eine diploide, unbegeißelte Karpospore entsteht. Diese Karpospore wächst zu einem diploiden Tetrasporophyten aus. In deren Tetrasporangien entstehen meiotisch vier haploide, ebenfalls unbegeisselte Tetrasporen, aus denen schließlich wieder Gametophyten hervorgehen. Gametophyten und Tetrasporophyten sind oft von gleicher Gestalt («isomorph»).

Bei den Rotalgen sind die Chlorophylle durch die charakteristischen **Phycobiliproteide** überdeckt, akzessorische Pigmente, deren chromophore Gruppen (= Phycobiline, nämlich Phycocyanobilin, Phycoerythrobilin und Phycourobilin) den Gallenfarbstoffen und dem Phytochrom strukturell ähnlich sind: Es handelt sich um Verbindungen, bei denen 4 Pyrrolringe über C-Brücken zu einer offenen Kette verknüpft sind.



Phycoerythrobilin

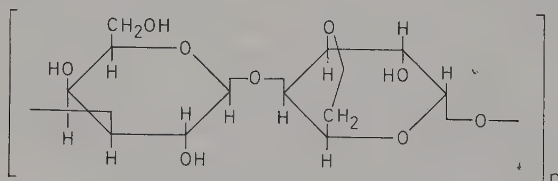
Die Biliproteide sind in den letzten Jahren bevorzugte Objekte phylogenetischer Studien geworden. Durch Genverdoppelung soll sich aus dem Ur-Biliproteid das aus einer α- und β-Kette bestehende, bei heutigen Blau- und Rotalgen allgemein, aber nur in geringen Mengen verbreitete Allophycocyanin gebildet haben, hieraus durch Einführung eines zweiten Phycocyanobilins als chromophorer Gruppe an die β-Kette das bei den meisten Blaualgen dominierende blaue C-Phycocyanin. Weitere Sequenzänderungen und in deren Folge Ersatz der einen oder beider chromophorer Gruppen durch Phycoerythrobiline führte zum C-Phycoerythrin bzw. R-Phycoerythrin. Letzterem, dem stark fluoreszierenden roten Hauptbiliproteid der Rotalgen dürfte eine zusätzliche γ-Kette mit Phycourobilin als chromophorer Gruppe zukommen; es existiert offensichtlich in zwei völlig verschiedenen, serologisch nachweisbaren Formen.

Bei der stark funktionsbezogenen Aufgabe des Proteinanteiles überrascht nicht dessen hochgradige evolutive Stabilität, die sich in einer bedeutenden serologischen Kreuzreaktivität von Biliproteiden verschiedener Arten, aber einer Strukturklasse äußert. So kennt man hochgradige serologische Kreuzreaktionen zwischen Cyanobakterien- und Rotalgen-Allophycocyaninen, aber auch zwischen den entsprechenden Phycocyaninen oder Phycoerythrinen. Das korrespondiert mit ebenfalls hochgradigen Sequenzähnlichkeiten, die etwa bei 60–80% liegen.

Die Phycobiliproteide ermöglichen es den in größeren Meerestiefen wachsenden Rotalgen, das weniger stark absorbierte blaugrüne Licht zur Photosynthese zu nutzen. Lokalisiert sind die Biliproteide in der Zelle an der Außenseite der Photosyntheselamellen in Form von Phycobilisomen.

Charakteristische Reservestoffe der Rhodophyta sind die als «Florideenstärke» bezeichneten 1,4-Polyglukane, die strukturell dem Amylopektin ähneln, sowie α-D-Galaktopyranoside des Glycerins, die sogenannten Floridoside.

Saure Schleimsubstanzen, die Bestandteil der Mittellamelle und der Primärzellwände sind, werden aus den höher organisierten Rotalgen in technischem Maßstab gewonnen. Agar, der gereinigte und getrocknete Extrakt aus verschiedenen Rotalgen, besteht aus unverzweigten und verzweigten, mit H_2SO_4 veresterten Polygalaktanen (Agarose und Agaropektin). Der Disaccharidbaustein Agarobiose ist aus Galaktose und 3,6-Anhydrogalaktose aufgebaut.



Agarose

Agar stellt einen vielfach in der Lebensmittelindustrie, in Medizin, Pharmazie und Mikrobiologie verwendeten Schleimstoff dar (als quellendes Laxans, als Nährbodensubstrat und als Medium für Geldiffusion und -elektrophorese; für letzteren Zweck auch Agarose).

Während Japan früher der Hauptlieferant von Agar war, wird Agar heute auch in anderen Küstenländern in erheblichem Umfange gewonnen.

Chondrus- und *Gigartina*-Arten liefern die Schleimdroge Carrageen («Irländisch Moos») mit den dem Agar-Polysaccharid ähnlichen Carrageenanen.

Versuche zur Massenproduktion von Rotalgen, um die technisch interessanten sauren Polysaccharide (Agar, Carrageenane) unabhängig von den natürlichen Standorten gewinnen zu können, befinden sich noch im Anfangsstadium.

Zunehmendes Interesse finden antimikrobiell wirksame Substanzen aus Algen, die bei Rotalgen u. a. chlorierte oder bromierte terpenoide bzw. phenolische Verbindungen darstellen.

Nutzpflanzen der Rhodophyta

Gelidium-, *Gracilaria-*, *Pterocladia*-Arten u. a. (Agar; Agarose); *Chondrus*- und *Gigartina*-Arten, insbesondere *Chondrus crispus* (Carrageen, Carrageenane).

6. Abteilung. Dinophyta

Vorwiegend einzellige Meeresalgen. Einige Formen können bei Massenentwicklung («red tides») durch Abscheiden von Toxinen zu Fischvergiftungen und zur periodischen Giftigkeit von Muscheln führen, so z. B. *Gymnodinium*- und *Gonyaulax*-Arten, letztere mit dem Nervengift Saxitoxin. Interessanterweise ist das Saxitoxin auch ein Bestandteil des Toxins des Cyanobakteriums *Aphanizomenon* (s. S. 32).

7. Abteilung. Haptophyta

Ebenfalls überwiegend einzellige Meeresalgen. Fossile Calcit-Panzer («Coccolithen») sind wichtige Leitfossilien vom Jura an. Toxine von *Prymnesium parvum* verursachten fischwirtschaftliche Schäden in Nord- und Ostsee.

8. Abteilung. Chrysophyta (Heterokontophyta)

Von Einzellern bis zu vielgliedrigen Thalli kommen sämtliche Organisationsstufen vor. Die begeißelten Formen tragen eine nach vorn gerichtete Flimmergeißel und eine nach hinten gerichtete, glatte Schleppgeißel («heterokonte» Begeißelung; Name der Abt.!, Abb. 22 A). Neben Chlorophyll a und c findet man an Pigmenten β-Carotine und verschiedene Xanthophylle, insbesondere das braune Fucoxanthin (Tab. 1).

1. Klasse: Xanthophyceae

Zu dieser Klasse zählen Einzeller, fadenförmige oder schlauchförmige (siphonale) grüne Algen. Anstelle des braunen Fucoxanthins findet man als Xanthophylle Heteroxanthin und Vaucheriaxanthin. Die Zellwände sind häufig mit Kieselsäure imprägniert, die der weit verbreiteten Gattung *Vaucheria* dagegen mit Kalk inkrustiert. Die *Vaucheria*-Arten leben im Süßwasser oder auf feuchter Erde und heften sich mit einem Rhizoidenbüschel am Substrat fest (Abb. 22 B).

2. Klasse: Oomycophyceae

Nichtgrüne, saprophytische Wasser- oder parasitische Landbewohner. Sie werden als «Oomyceten» meist den Pilzen zugestellt. Allerdings wird ihre phylogenetische Herkunft aus Xanthophyceen-artigen Vorfahren für wahrscheinlich gehalten, von denen (z. B. *Vaucheria*-artigen Formen) sie sich durch Reduktion und Pigmentverlust ableiten lassen.

So besitzen die Oomycophyceae meist siphonale Thalli und Zellulose-(nicht Chitin-)Wände. Die geschlechtliche Vermehrung erfolgt durch Gametangiogamie. Da die Meiose erst bei der Gametenbildung in den Gametangien eintritt, sind die Pflanzen Diplonten (siehe Diatomeen!). Falls vorhanden, sind die ungeschlechtlich gebildeten Zoosporen in gleicher Weise wie die der übrigen Heterokonten mit einer Flimmer- und einer Schleppgeißel versehen.

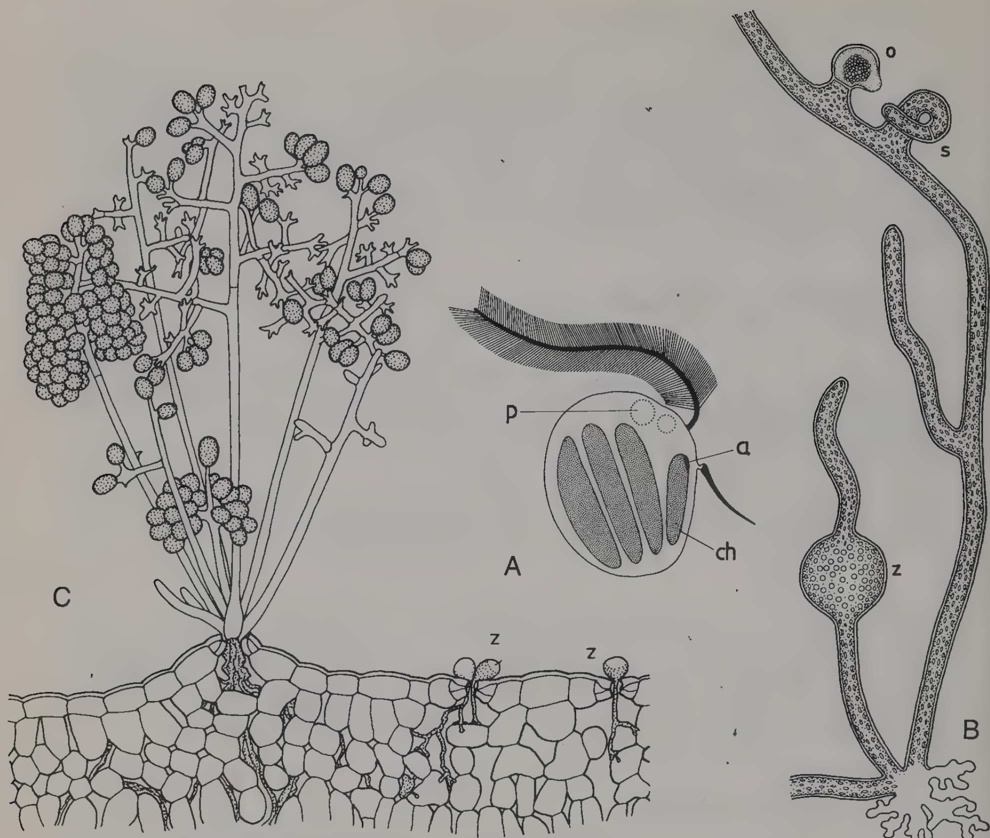


Abb. 22: Xanthophyceae A, B und Oomycophyceae C.
A heterokont begeißelte Zoospore von *Tribonema* (2300 ×). a Augenfleck, ch Chloroplast, p pulsierende Vakuole. B *Vaucheria sessilis* mit Rhizoid und Gametangien; o Oogonium, s Spermatogonium, z Zoospore (70 ×).
C *Plasmopara viticola* (Peronosporaceae), Spaltöffnungen als Orte der Keimung von Zoosporen (z) und Austrittsstellen der Sporangienträger. (A nach v. d. HOEK, B nach SACHS aus STRASB., C nach MILLARDET.)

Auch biochemisch sind die Oomycophyceae durch einen eigenen Biosyntheseweg für Lysin und Nicotinsäure von den Pilzen gut unterschieden.

Zu den Oomycophyceae gehören die **Peronosporaceae,** deren Vertreter vorwiegend parasitisch in höheren Pflanzen leben und Ursache zahlreicher Pflanzenkrankheiten sind: z. B. *Phytophthora infestans,* der Erreger der Kraut- und Knollenfäule der Kartoffel; *Plasmopara viticola,* der «falsche Mehltau» des Weins (Abb. 22 C), *Peronospora tabacina,* ein gefürchteter Tabakschädling.

Die folgenden Klassen sind durch Vorherrschen von F u c o x a n t h i n in den gelben bis braunen Chromatophoren gekennzeichnet.

3. Klasse: Chrysophyceae

Die meisten Chrysophyceen sind begeißelte Einzeller, oft mit Kieselskeletten.

4. Klasse: Diatomeae (Bacillariophyceae), Diatomeen

Die vielfach nur einzelligen Diatomeen (6000 Arten) lassen äußerlich zwar keine großen Ähnlichkeiten mit Braunalgen erkennen, gleichen diesen aber bezüglich ihrer Ausstattung an Pigmenten und Kohlenhydraten weitgehend (Tab. 1). Charakteristisch ist die Tendenz zur Einlagerung von Kieselsäure in die Pektinzellwände.

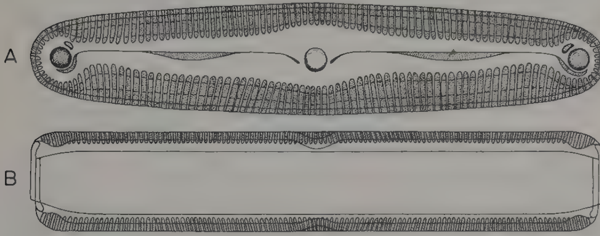


Abb. 23: *Pinnularia viridis* (Diatomeae). A in Schalen- und B in Gürtelbandansicht (600 ×). (Nach PFITZER.)

Die Diatomeen (Abb. 23) besitzen zwei feinst strukturierte (vgl. *Pleurosigma* als Testobjekt in der Mikroskopie) Kieselsäureschalen, die sich deckelartig übergreifen und durch Gürtelbänder verbunden sind. Bei der ungeschlechtlichen Vermehrung schieben die sich vergrößernden Protoplasten die beiden Schalenhälften auseinander. Nach Zweiteilung der Protoplasten bildet jede Tochterzelle eine neue innere Schalenhälfte. Alle Kieselalgen sind diploid; bei der Reduktionsteilung werden bereits (Meio-)Gameten gebildet.

Man unterscheidet ± zentral-symmetrische, vorwiegend marin lebende Formen («Centrales») von stab- oder schiffchenförmigen («Pennales»). Massenvorkommen im Tertiär oder Pleistozän führten zu z. T. mächtigen Kieselgur-Ablagerungen (Lüneburger Heide). Sie liefern ein chemisch inertes Material mit hohem Kieselsäuregehalt, das für verschiedene technische Zwecke gebraucht wird. Ein gereinigtes Produkt ist für pharmazeutische Anwendung unter der Bezeichnung Terra silicea im Handel und wird auch als Sorptionsmittel für chromatographische Trennverfahren (Verteilungschromatographie) benutzt.

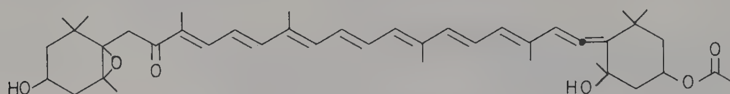
5. Klasse: Phaeophyceae, Braunalgen

Die Braunalgen (mit ca. 1500 Arten) sind vorwiegend benthische Bewohner des Litorals gemäßigt warmer bis kalter Meere. Einzeller kennt man nicht, doch findet sich im übrigen eine große Formenfülle von einfacheren bis zu stark gegliederten, viele Meter groß werdenden Pflanzen, deren Thallus zuweilen an wurzel-, blatt- und stengelartige Organe erinnert («Tange»). Auch histologisch kann eine beachtliche Differenzierung festgestellt werden, was das Vorkommen von kormophytenähnlichen Festigungs- und Leitelementen (Siebröhren) bei hochentwickelten Thalli mit einschließt.

Im Generationswechsel zeigt sich eine mit der Organisation des Thallus einhergehende Abstufung: Primitivere Braunalgen haben kaum wesentlich stärker ausgebildete Sporophyten als Gametophyten. Bei den **Laminariales** (hierzu die Gattungen *Laminaria* und

Macrocystis) sind die haploiden Gametophyten bereits winzige Pflänzchen. Die – diploiden – **Fucales** (hierzu *Ascophyllum* und *Fucus*) pflanzen sich schließlich nur noch durch Spermatozoiden und Eier fort; der Gametophyt ist bis auf die Gameten reduziert.

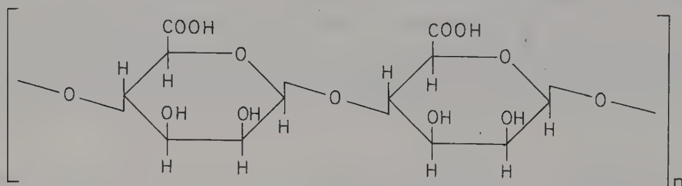
In den Chromatophoren der Braunalgen ist das Chlorophyll (c neben a) durch Carotinoide und Xanthophylle, insbesondere das braune Fucoxanthin überdeckt. Unter den einfacheren Kohlenhydraten ist der Zuckeralkohol Mannitol bezeichnend. An kleinen, den Plastiden außen ansitzenden Pyrenoiden findet sich das Reservepolysaccharid Laminarin, worunter man uneinheitliche Polysaccharidgemische versteht, die vorwiegend Glukose in 1,3-β-glykosidischer Bindung enthalten; Verzweigungen des Moleküls kommen durch 1,6-β-glykosidische Verknüpfungen zustande.



Fucoxanthin

Als Zellwandbausteine sind neben Pektinen und neutralen Polyglykanen (Zellulose) vor allem die bei einigen Familien gefundenen sauren Schleimsubstanzen zu erwähnen: Fucoidan, ein aus L-Fucose, einer Desoxygalaktose, in 1,2-α-glykosidischer Bindung aufgebautes Polysaccharid mit einem hohen Anteil an veresterten SO_3H-Gruppen, zweitens die auch in Interzellularräumen abgelagerte Alginsäure, ein 1,4-β-Polymannuronid mit wechselnden Anteilen an Guluronsäure im Molekül. In den Pflanzen kommt sie vorwiegend als Ca-Salz vor und wird durch alkalische Extraktion gewonnen. Im Handel sind meist Na-, K- oder Ammoniumsalze der Alginsäure, die in wäßriger Lösung hochviskose Sole bilden. Durch Zugabe 2-wertiger Metallionen (insbesondere Ca^{++} oder Sr^{++}) entstehen glasklare Gallerten (Alginatgele), die für pharmazeutische und technische Zwecke (z. B. Lebensmittelindustrie) vielfach gebraucht werden.

Alginsäure wurde bei allen größeren Braunalgen gefunden. Als Rohstofflieferanten haben sich aber besonders *Laminaria*-Arten an der westeuropäischen sowie *Macrocystis pyrifera* an der kalifornischen Küste bewährt.



Alginsäure

Fucus vesiculosus, der Blasentang, mit ovalen, luftgefüllten Schwimmblasen im Thallus, ist Stammpflanze der Droge «Fucus vesiculosus», die wegen ihres Jodgehaltes (Jodide, z. T. auch Jod in organischer Bindung: Jodgorgosäure = Dijodtyrosin?) als nicht unbedenkliches Entfettungsmittel in Gebrauch ist (Eingriff in den Thyreoidstoffwechsel). *Fucus serratus* und *Ascophyllum nodosum* werden auf Grund gleicher Inhaltsstoffe wie *Fucus vesiculosus* verwendet. Als Ausgangsmaterial für die industrielle Gewinnung von Jod sind die Braunalgen heute bedeutungslos geworden.

Die schon bei den Rhodophyta erwähnten antibiotischen Wirkungen lassen sich auch in Braunalgenextrakten oder Thalluspulvern feststellen. Verantwortlich dafür sind Phloroglucinderi-

vate, die in verschiedenartiger Weise zu Polymeren verknüpft sein können und als höhermolekulare Verbindungen auch Gerbstoffeigenschaften besitzen.

Nutzpflanzen der Chrysophyta

Diatomeae. Terra silicea, Kieselgur.

Phaeophyceae. *Laminaria*- und *Sargassum*-Arten sowie *Macrocystis pyrifera* (Alginsäure), *Fucus vesiculosus* und *Ascophyllum nodosum* («Fucus vesiculosus»), *Laminaria*-Arten (Mannitol).

Mit den folgenden beiden Abteilungen grüner Algen kommen wir wieder auf primitive Eukaryoten zurück und folgen einem Entwicklungszweig, dessen Hauptast sich schließlich zu den Gefäßpflanzen weiter entwickelt hat. Alle diese grünen Pflanzen enthalten neben Chlorophyll a auch Chlorophyll b.

9. Abteilung. Euglenophyta

Flagellaten mit Pellicula (Protein-Hülle), pulsierender Vakuole zur Osmoregulation und einem durch Carotine rot gefärbten «Augenfleck». An der Basis einer flaschenförmigen Einstülpung ist eine lange, mit Flimmern versehene Zuggeißel befestigt sowie eine zweite, kurze Geißel, die mit der Zuggeißel dort verschmolzen ist, wo sich ein lichtempfindlicher Photorezeptor befindet (Abb. 24).

Es gibt autotrophe und auch heterotrophe Vertreter; die Grenze zwischen pflanzlicher und tierischer Organisation ist auf dieser Stufe noch fließend.

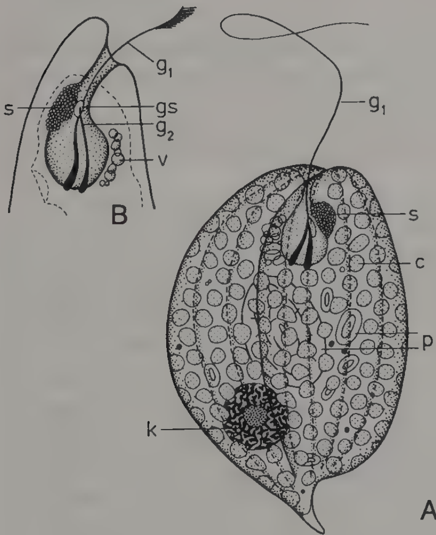


Abb. 24: Euglenophyta.
A *Phacus triqueter* (600 ×). B *Euglena gracilis*, Vorderende (1000 ×). c Chloroplast, g_1 Bewegungsgeißel, g_2 zweite Geißel, gs Geißelanschwellung (Photorezeptor), k Zellkern, p freies Paramylum, s Augenfleck, v kontraktile Vakuolen. (Nach LEEDALE.)

10. Abteilung. Chlorophyta, Grünalgen

Bei den Chlorophyta sind die Chloroplasten durch die Chlorophylle a und b rein grün. Die akzessorischen Pigmente, wie β-Carotin oder die Xanthophylle Lutein und Zeaxanthin verdecken die grüne Farbe nicht. Ähnlich den höheren Pflanzen bilden sie als Reservepolysaccharid in der Regel echte Stärke, und ihre Zellwände sind weitgehend aus Zellulose aufgebaut (Tab. 1 S. 58). Es gibt ca. 10 000 Arten, vorwiegend im Süßwasser lebend; einige symbiotisch in Flechten bzw. intrazellulär in verschiedenen niederen Tieren; wenige sind typische Landpflanzen (z. B. *Trentepohlia, Apatococcus lobatus,* an Gestein und Baumstämmen). Diese unterscheiden sich von den normalen «Wasseralgen» dadurch, daß sie bei hoher Wasserdampfsättigung der Luft Wasserdampf aufzunehmen vermögen und dann Photosynthese betreiben können («poikilohydre» Algen). Im Gegensatz zu den Wasseralgen sind sie weitgehend austrocknungsresistent.

Die Grünalgen findet man in einer ungeheuren Arten- und Formenfülle von Einzellern (z. B. *Chlorella*) bis hin zu größeren Pflanzen mit ± blattartigen Thalli; eine besondere Gewebedifferenzierung wie z. B. bei den Braunalgen fehlt ihnen indessen.

1. Klasse: Chlorophyceae

Im Entwicklungszyklus dieser größten Grünalgenklasse treten regelmäßig begeißelte Schwärmer auf. Der Geißelapparat enthält Basalkörper mit 4 oder mehr relativ schmalen Bändern von Mikrotubuli. In der Kernteilung wird ein Phycoplast ausgebildet; die Mikrotubuli sind zwischen den Tochterkernen nicht longitudinal, sondern transversal orientiert. Dieser Spindelapparat kollabiert zur Telophase, und die Zellwandbildung erfolgt irisblendenartig oder als perforierte Zellwandplatte mit Plasmodesmen; vgl. Abb. 25. Glykolatoxidase fehlt.

Zu den **Volvocales** rechnet man einzellige, begeißelte Formen (z. B. *Chlamydomonas*), oder kolonieartig verbundene (*Volvox*); sie besitzen einen roten Augenfleck und enthalten einen becherförmigen Chloroplasten mit meist stärkeführendem Pyrenoid.

Die **Chlorococcales** unterscheiden sich von diesen durch ihre im vegetativen Zustand stets geißellosen Zellen. Hierzu gehört die Gattung *Chlorella;* Zellaggregate bildet z. B. *Scenedesmus* (meist 4 Zellen).

Vertreter der Gattung *Chlorella,* hauptsächlich aber *Scenedesmus obliquus;* können in Zukunft zu einer wichtigen Nahrungs- (insbesondere Eiweiß-)quelle für den Menschen werden, falls die Frage der Rentabilität von Großkulturanlagen befriedigend gelöst wird. Denn *Scenedesmus* z. B. enthält durchschnittlich 55% Rohprotein in der Trockenmasse, kann in warmen Ländern Jahreserträge von ca. 55 t/ha erbringen und ist damit herkömmlichen Nutzpflanzen deutlich überlegen.

Fragen der biologischen Wertigkeit der Algenproteine und ihrer direkten Nutzung durch den Menschen (Aufschluß der Algenzellen?), vor allem aber das Problem toxischer Substanzen, die in solchen Kulturen als Stoffwechselprodukte gebildet werden oder auch aus der Umwelt hineingelangen können, bedürfen jedoch weiterer Klärung, ehe an einen Masseneinsatz gedacht werden kann.

Zu den **Ulotrichales** rechnet man fadenförmige (*Ulothrix;* Generationswechsel Abb. 20) und flächige Vertreter (*Enteromorpha,* der Darmtang und *Ulva,* der Meersalat im Bereich der Nord- und Ostsee). Vielkernige Zellen zeichnen die **Cladophorales** mit *Cladophora,* einer Grünalge mit meist isomorphem Generationswechsel (Abb. 20) aus. Die vorwiegend marinen Schlauchalgen oder **Siphonales** (z. B. die Schirmalge *Acetabularia*) können zwar ebenfalls äußerlich reich gegliedert

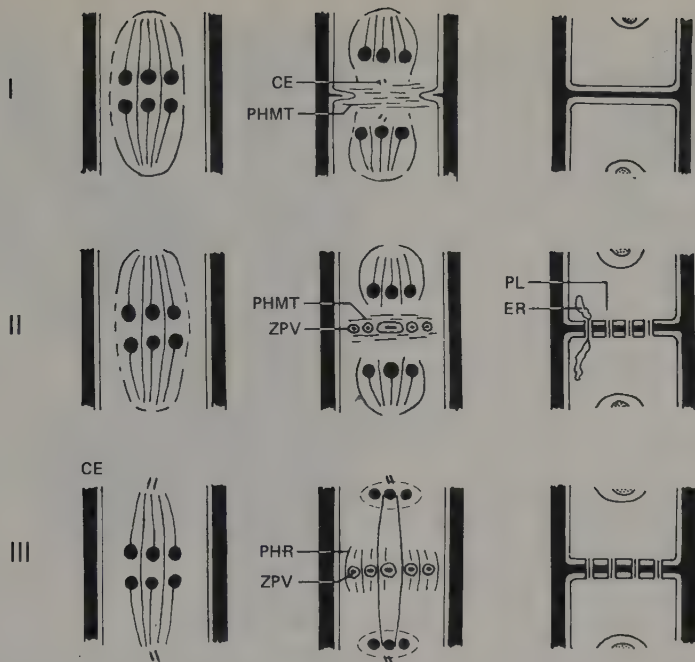


Abb. 25: Kern- und Zellteilung bei Chlorophyta.
Typ I z. B. bei *Chlamydomonas*, Typ II z. B. bei *Ulothrix*, Typ III z. B. bei *Coleochaete*.
CE Centriol, ER endoplasmatisches Retikulum, PHMT Phycoplastmikrotubulus, PHR Phragmoplastmikrotubulus, PL Plasmodesmen, ZPV Vesikel der Zellplatte. (nach v. d. HOEK.)

sein, besitzen aber keine Zellwände, sondern bestehen aus einem einzigen Protoplasten mit zahlreichen Kernen und Chloroplasten.

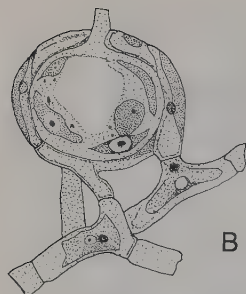
2. Klasse: Charophyceae

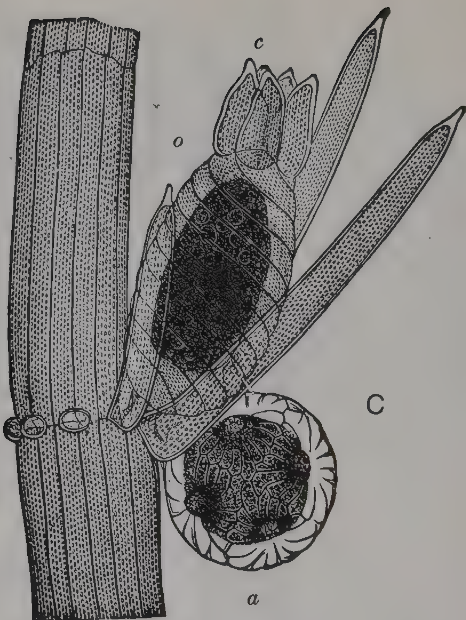
Begeißelte Stadien treten, wenn überhaupt, dann nur als Spermatozoiden auf (Oogamie). In diesen Fällen enthält der Geißelapparat Basalkörper mit nur einem einzigen breiten Band von Mikrotubuli. In der Kernteilung (Telophase) persistiert der Spindelapparat und bildet – wie bei den höheren Pflanzen – den sog. Phragmoplasten. Die anschließende Cytokinese erfolgt durch die Bildung einer Zellwandplatte mit Plasmodesmen (Abb. 25). Glykolatoxidase ist vorhanden.

Diese relativ hochstehenden Grünalgen sind für die Ableitung der höheren Pflanzen wieder interessant geworden.

Die einzelligen, hübschen Joch- oder Zieralgen (Desmidiaceen) bzw. fädigen Zygnemaceen der **Conjugales** bilden weder Zoosporen noch begeißelte Gameten aus. Sexuell pflanzen sie sich durch Vereinigung der Protoplasten ganzer vegetativer Zellen fort («Konjugation»). Zusammen mit Kieselalgen vermögen sie die nährstoffärmsten Gewässer (Hochmoorschlenken) zu besiedeln.

Die **Coleochaetales** bilden verzweigte Zellfäden aus. Sie sind heterotrich, d. h. mit einer verbreiterten Sohle dem Substrat angeheftet. Hierher sind wahrscheinlich viele landbewohnende Algen zu stellen: *Trentepohlia, Apatococcus, Fritschiella* u. a. Die quirlförmig verzweigten **Charales** (Armleuchteralgen) sind schließlich bereits hochorganisierte Grünalgen (Abb. 26 C); man findet sie z. T. als Massenvegetation am Grunde seichter, eutropher Seen und Teiche.





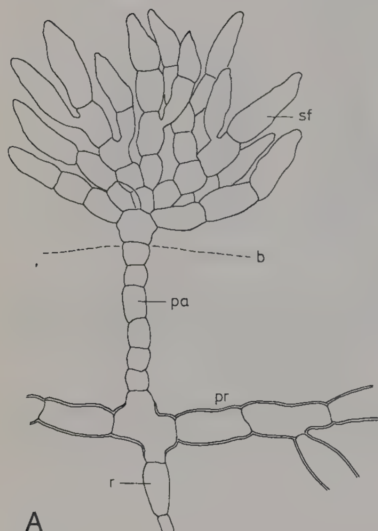


Abb. 26: Coleochaetales A, B und Charales C (Charophyceae).
A *Fritschiella tuberosa.* b Bodenoberfläche, pa aufrechte Zellfäden, pr unterirdische, kriechende Fäden, r Rhizoid, sf sekundäre Fadenbüschel. (200 ×.)
B *Coleochaete pulvinata,* Zygoten«frucht» (500 ×).
C *Chara fragilis* mit a Spermatogonium und o Oogonium; dieses mit Hüllfäden und c Krönchen (50 ×). (A nach SINGH, B nach OLTMANNS, C nach SACHS.)

Entstehung der Landpflanzen (Kormophyten)

Wir kennen weder lebende noch fossile Pflanzen, die uns gestatten, eine annähernd sichere Vorstellung über die Entstehung der Landpflanzen zu gewinnen. Daß die Vorfahren unter solchen Vertretern zu suchen sind, die man heute den Grünalgen zuordnen würde, ist allein schon aufgrund vieler Übereinstimmungen in wichtigen Merkmalen selbstverständlich (Chlorophyll b, Bildung von Stärke und Zellulose). Neuerdings sind weitere interessante Beziehungen von Kormophyten gerade zu den Charophyceen aufgedeckt (Phragmoplast, Glykolatoxidase), so daß die zuletzt als analog gedeuteten Anklänge einer ersten Gametangienbildung («Zygotenfrüchte») wieder Beachtung finden (Abb. 26 B). Die bei höheren Pflanzen vollzogene funktionelle Trennung von resorbierenden und assimilierenden Zellen deutet sich bei *Fritschiella* (Abb. 26 A) an. Dieses neu aktivierte Denkmodell kladistischer Verwandtschaft wird durch die relativ große molekulare Ähnlichkeit zwischen der 5-Aminolevulinat-Dehydrogenase von *Chara* und Kormophyten gestützt.

Literatur über Algen

DIXON, P. S.: Biology of the Rhodophyta. Oliver a. Boyd, Edinburgh, 1973.

ETTL, H.: Grundriß der allgemeinen Algologie. G. Fischer-Verl. Stuttgart, New York, 1980.

FOTT, B.: Algenkunde. G. Fischer-Verl. Jena, Stuttgart, 1971.

GLAZER, A. N., J. A. WEST and C. CHAN: Phycoerythrins as chemotaxonomic markers in red algae: A Survey. Biochem. Syst. Ecol. 10: 203–215, 1982.

GRAMBAST, L. J.: Phylogeny of the Charophyta. Taxon 23: 463–481, 1974.

HOPPE, H. A., T. LEVRING and Y. TANAKA (eds.): Marine algae in pharmaceutical science. De Gruyter, Berlin, New York, 1979.

HOPPE, H. A. and T. LEVRING (eds.): Marine algae in pharmaceutical science, Vol. 2. De Gruyter, Berlin, New York, 1982.

IRVINE, D. E. G. and H. J. PRICE (eds.): Modern approaches to the taxonomy of red and brown algae. Academic Press, London, New York, San Francisco, 1978.

KORNMANN, P. und P.-H. SAHLING: Meeresalgen von Helgoland. Hamburg, 1977.

KREMER, B. P.: Toxische Planktonalgen. Naturwiss. 68: 101–109, 1981.

KREMER, B. P.: Meeresalgen. Die neue Brehm-Bücherei, Wittenberg, 1975.

KREMER, B. P. und G. O. KIRST: Photosynthese, Assimilatmuster und Taxonomie der Algen. Naturw. Rdschau 36: 481–488, 1983.

LOBBAN, C. S. and M. J. WYNNE: The biology of seaweeds. London, 1981.

MARTIN, D. F. and G. M. PADILLA (eds.): Marine Pharmacognosy. Academic Press, New York, 1973.

PICKETT-HEAPS, J. D.: Electron microscopy and the phylogeny of green algae and land plants. Amer. Zool. 19: 545–554, 1979.

ROUND, F. E.: Biologie der Algen. Thieme-Verl., Stuttgart, 1975 (Taschenbuch).

RÜDIGER, W.: Gallenfarbstoffe und Biliproteide. Fortschr. Chem. Org. Naturst. 29: 60–139, 1971.

RÜDIGER, W.: Plant biliproteines, in: CZYGAN, F.-C. (ed.) Pigments in plants, G. Fischer-Verl., Stuttgart, New York, 370–392, 1980.

STEWART, K. D. and K. R. MATTOX: Comparative cytology, evolution and classification of the green algae with some consideration of the origin of other organisms with chlorophylls a and b. Bot. Rev. 41: 104–135, 1975.

VAN DEN HOEK, C.: Algen: Einführung in die Phykologie. Thieme-Verl., Stuttgart, 1984 (Taschenbuch).

WEBER, A. and M. WETTERN: Some remarks on the usefulness of algal carotenoids as chemotaxonomic markers, in: CZYGAN, F.-C. (ed.) Pigments in plants, G. Fischer-Verl., Stuttgart, New York, 104–116, 1980.

11. Abteilung: Bryophyta, Moospflanzen

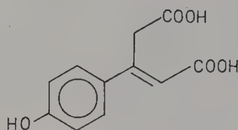
Die Moose sind insbesondere (aber keineswegs ausschließlich!) an kühlen, feuchten und bodensauren Orten in zum Teil großer Artenfülle entwickelt.

Morphologisch sind sie nicht immer als echte Thalluspflanzen zu betrachten, können sie doch in blatt-, stengel- und wurzelartige Gebilde gegliedert sein. Andererseits sind die Ähnlichkeiten mit dem eigentlichen Kormus der diploiden(!) Farne und Samenpflanzen nur scheinbar: Die «Blätter» bestehen in der Regel nur aus einer Zellschicht, die «Wurzeln» (besser: Rhizoide) nur aus einer Zelle oder Zellreihe, und das «Stengel»gewebe ist nur wenig differenziert und ohne echte Leitbündel.

Im Bau ihrer Archegonien ähneln sie den Pteridophyten sehr, weswegen Moose und Farne gern auch als «Archegoniaten» zusammengefaßt werden, ohne daß hiermit engere Verwandtschaftsbeziehungen zum Ausdruck gebracht werden sollen. Tatsächlich ist über die Phylogenie der Moose nichts Sicheres bekannt. Daß sie erst seit dem Oberdevon nachweisbar sind, kann der schlechten Erhaltungsfähigkeit zugeschrieben werden.

Durch ihre Assimilationspigmente, Kohlenhydratreservestoffe (Stärke; gelegentlich auch Polyfruktosane) und durch das Vorhandensein von Zellulosewänden stimmen die Moose mit allen anderen grünen Pflanzen (Grünalgen, Farnen, Samenpflanzen) überein.

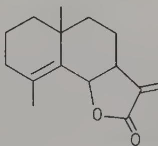
Gegenüber den Farn- und Samenpflanzen sind Wandsubstanzen wie Cutin, Suberin und Lignin faktisch (noch?) nicht entwickelt, doch kommen (poly-?) phenolische Verbindungen, darunter Zimtsäurederivate vor, die Abbauprodukten des Lignins höherer Pflanzen ähneln. Derartige Substanzen sind für die Zellwandanfärbung vieler Moose, insbesondere der Sphagnen, mit MILLON's Reagenz verantwortlich und maskieren andererseits den Zellulosenachweis mit Chlorzinkjod. Eine derartige, aber nur bei Sphagnen gefundene Verbindung ist die p-Hydroxy-β-[carboxymethyl]-Zimtsäure («Sphagnumsäure»).



Sphagnumsäure

Im übrigen ist es in den letzten Jahren auf Grund neuer Möglichkeiten zur Isolierung und Strukturaufklärung von Substanzen auch aus kleinen Proben zu einer Entwicklung gekommen, die MARKHAM und PORTER als «a relative explosion of our knowledge of the chemistry of this sadly neglected plant group» (= Bryophyta) charakterisiert haben. Dies gilt vor allem für die Hepaticae mit ihren häufig vorkommenden, auffälligen Ölkörpern. Während schon länger bekannt war, daß die charakteristische Blaufärbung der Ölkörper von *Calopogeia trichomanis,* einem bei uns auf Rohhumus sehr häufig vorkommenden Lebermoos, durch Azulene bedingt ist, sind inzwischen zahlreiche weitere Sesquiterpene aufgefunden worden, darunter auch Guajazulen aus *Pellia epiphylla.*

Bisabolanderivate stellen die größte Gruppe unter den Lebermoos-Sesquiterpenen, von denen die meisten (90%) Enantiomere derjenigen Verbindungen sind, die wir von den höheren Pflanzen kennen. Von toxikologischem Interesse sind die eine Kontakt-Dermatitis hervorrufenden Sesquiterpenlactone verschiedener epiphytischer *Frullania*-Arten, die mit ihrer exozyklischen α-Methylen-γ-Lactongruppierung den entsprechenden Verbindungen der Asteraceen ähneln [(−) und (+)-Frullanolid].



Frullanolid

Auch aus der Gruppe der Monoterpene sind zahlreiche, von den höheren Pflanzen her bekannte Verbindungen nachgewiesen, während Diterpene (Kauran-Derivate) und Triterpene bisher nur vereinzelt gefunden wurden. Verbreitet kommen dagegen Stigmasterol und Sitosterol vor.

Groß ist ebenfalls die Zahl der flavonoiden Verbindungen, zu denen auch die weiter unten erwähnten Sphagnorubine als Wandsubstanzen gerechnet werden müssen. Neben

O- und C-Glykosiden kommen oftmals Glukuronide oder Galakturonide vor. Allerdings konnten Isoflavonoide*, Procyanidine und «echte» Anthocyanidine (d. h. 3-Hydroxyverbindungen) bisher nicht nachgewiesen werden; es kommen aber 3-Desoxyanthocyanine vor.

Von einer Reihe von Moosinhaltsstoffen sind auch interessante physiologische Wirkungen bekannt geworden. Außer den schon erwähnten hautirritierenden Sesquiterpenlactonen seien Stoffe mit antibakterieller oder fungistatischer Wirkung genannt: z. B. das Sesquiterpen Polygodial, das auch für den scharfen Geschmack von *Porella arboris-vitae* verantwortlich ist; Lunularsäure, ein Dihydrostilbenderivat aus *Lunularia*-Arten, ist in ihrer Wirkung partiell der Abscisinsäure der höheren Pflanzen vergleichbar.

Eine interessante Gruppe stellen die Sphagnidae (Torfmoose) als wichtigste torfbildende Pflanzengruppe der Gegenwart dar. Sie fördern die Versumpfung und tragen durch schnelles Höhenwachstum (einige mm bis cm/Jahr) und gleichzeitiges Absterben der unteren Pflanzenteile mit folgender unvollständiger Humifizierung zur Torfbildung bei. Durch hohes Wasserspeicherungs- und -haltevermögen in charakteristischen, toten, ausgesteiften und mit Poren versehenen Zellen, den sogenannten Hyalinzellen und durch erhebliches kapillares Saugvermögen der dichten Torfmoospolster werden auch nicht zu lange andauernde sommerliche Trockenperioden ohne Schaden überstanden.

Torfe werden verschiedentlich therapeutisch verwendet, wobei die Nutzung der hyperthermen Wirkung überhitzter Torfe als Packungen oder Breibäder im Vordergrund steht. Heilwirkungen durch Resorption bestimmter (oestrogenartiger?) Stoffe sind sehr umstritten.

Der Entwicklungsgang eines Mooses ist durch den Wechsel zwischen einem haploiden Gametophyten (= der eigentlichen Moospflanze) und einem auf ihm sitzenden, blattlosen diploiden Sporophyten (= Sporogon) gekennzeichnet. Im Gegensatz zu allen höher organisierten grünen Landpflanzen ist hier (noch) der haploide Gametophyt die dominierende Generation; sie hat im Laufe der Evolution bei Farn- und Samenpflanzen eine immer stärkere Rückbildung erfahren (vgl. Abb. 39). In Abb. 27 wird der typische Verlauf des Generationswechsels bei Moosen erläutert. Hierbei mag beachtet werden, daß für einzelne Sippen (Gattungen, Familien bis hin zu Klassen) charakteristische Besonderheiten gelten, die in dieser kurzen Übersicht nicht näher berücksichtigt werden konnten.

Die Abteilung der Bryophyta läßt sich folgendermaßen gliedern:

1. Klasse: Anthocerotatae, Hornmoose

mit der einzigen Ordnung **Anthocerotales.** Thallose Moose; Zellen mit je 1 großen, schüsselförmigen Chloroplasten mit Pyrenoiden, ohne Ölkörper. Antheridien und Archegonien in den Thallus eingebettet; Spaltöffnungen auf der Thallusunterseite, ihre Atemhöhlen durch die Cyanobakterien-Gattung *Nostoc* besiedelt. – *Anthoceros laevis* auf Stoppelfeldern (Abb. 28 A).

* Über die Isolierung und Strukturaufklärung von Isoflavonen aus *Bryum capillare* haben erstmals Anhut et al. (1984) berichtet.

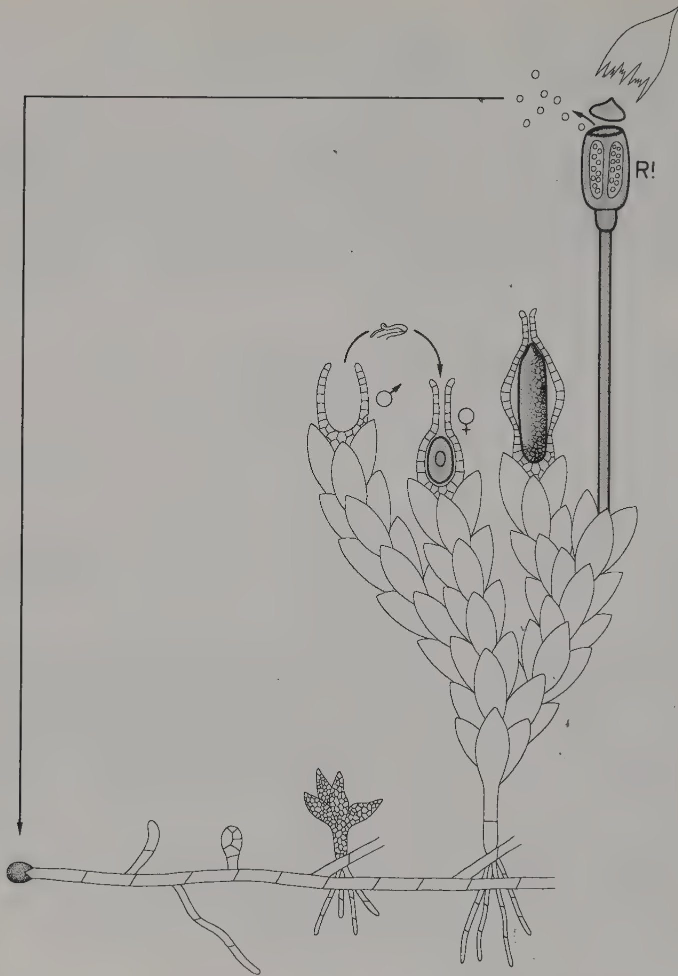


Abb. 27: Generationswechsel bei Moosen (eines synözischen Laubmooses), schematisch. Eine Spore keimt zu einem verzweigten Vorkeim (Protonema) aus. Aus Knospen entstehen die Moospflanzen (mit Rhizoiden). Sie bilden ♂ Antheridien und ♀ Archegonien aus. Befruchtung durch Spermatozoiden in wässr. Medium. Zygotenbildung. Dehnung der Archegonienwand (oberer Teil reißt ab → Kalyptra = Haube) durch den heranwachsenden Sporophyten = Sporogon, aus Stiel und Kapsel bestehend. Darin Ausbildung von sporogenem Gewebe. Durch Reduktionsteilung erfolgt Sporenbildung. Ausstreuen der Sporen nach Abwurf des Deckels.
Haploide Phase (Protonema, Moospflanze) hell; diploide Phase (Sporogon) dunkel. R! Reduktionsteilung. (Nach NULTSCH, veränd.)

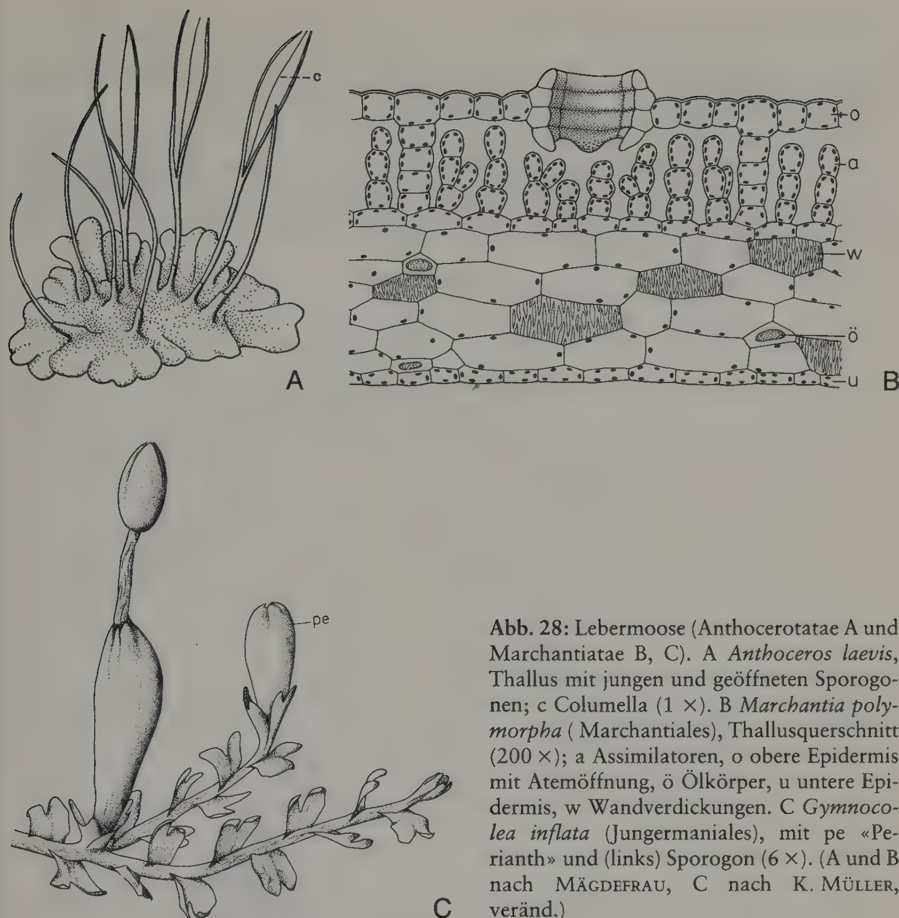


Abb. 28: Lebermoose (Anthocerotatae A und Marchantiatae B, C). A *Anthoceros laevis*, Thallus mit jungen und geöffneten Sporogonen; c Columella (1 ×). B *Marchantia polymorpha* (Marchantiales), Thallusquerschnitt (200 ×); a Assimilatoren, o obere Epidermis mit Atemöffnung, ö Ölkörper, u untere Epidermis, w Wandverdickungen. C *Gymnocolea inflata* (Jungermaniales), mit pe «Perianth» und (links) Sporogon (6 ×). (A und B nach MÄGDEFRAU, C nach K. MÜLLER, veränd.)

2. Klasse: Marchantiatae, Lebermoose

Thallose oder foliose Moose; bei foliosen Moosen Blättchen einschichtig, ohne Mittelrippe, nicht zu einer langen Spitze ausgezogen; Zellen mit v i e l e n Chloroplasten ohne Pyrenoide, oft mit Ölkörpern; Gametophyt ohne Spaltöffnungen. Zur Unterklasse der **Marchantiidae** (thallose Lebermoose) gehören:

1. **Ordnung: Sphaerocarpales.** Mit 5 Chromosomen, davon 1 Geschlechtschromosom, bei *Sphaerocarpus* erstmals im Pflanzenreich gefunden.
2. **Ordnung: Marchantiales** mit hochdifferenzierten Gametophyten. – *Marchantia polymorpha*, mit Assimilationskammern und «Atemöffnungen» (Abb. 28 B).

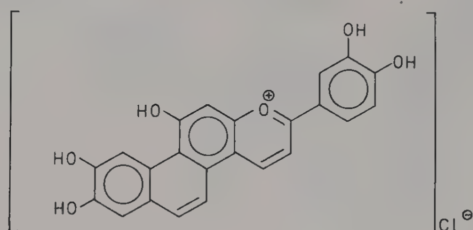
Zur Unterklasse der **Jungermaniidae** (thallose oder – meist – foliose Lebermoose) gehören:

3. **Ordnung: Metzgeriales,** u. a. mit den Gattungen *Metzgeria* und *Pellia.*
4. **Ordnung: Calobryales**
5. **Ordnung: Jungermaniales.** Umfangreichste Lebermoosordnung mit überwiegend foliosen Pflanzen (Abb. 28 C).

3. Klasse: Bryatae, Laubmoose

Foliose, oft mehr oder weniger aufrecht wachsende, derbere Moospflanzen. Blätter in der Regel lang zugespitzt, oft mit Mittelrippe. Keine Ölkörper.

A. Unterklasse: Sphagnidae, Torfmoos (Abb. 29 C). Wasserspeicherung und Torfbildung (s. o.)! Unter den charakteristischen Wandpigmenten sind bislang die flavonoiden Sphagnorubine aufgeklärt. Während das Sphagnorubin selbst den meisten rotgefärbten Arten zukommen dürfte, sind die Methyläther offensichtlich auf die roten Sphagnen der *Acutifolia*-Gruppe beschränkt.



Sphagnorubin



Abb. 29: Laubmoose (Bryatae: Bryidae A, B und Sphagnidae C).
A *Polytrichum commune* (akrokarp). B *Hylocomium splendens* (pleurokarp). C *Sphagnum nemoreum*, Pflanze mit Sporogonen (⅔ ×).
(A nach Braune, Leman, Taubert, B nach Walter, C nach Mägdefrau.)

B. Unterklasse: Andreaeidae. Kleine, kalkmeidende Felsmoose.

C. Unterklasse: Bryidae. Weitaus umfangreichste Laubmoosgruppe. Entweder aufrecht wachsend, wenig verzweigt, mit endständigen Sporogonen («akrokarpe Moose») oder plagiotrop und z. T. mehrfach verzweigt, mit seitenständigen Sporogonen («pleurokarpe Moose»), vgl. Abb. 29 A, B.

Literatur Bryophyta

Anhut, S., H. D. Zinsmeister, R. Mues, W. Barz, K. Mackenbrock, J. Köster and K. R. Markham: The first identification of isoflavones form a bryophyte. Phytochemistry 23: 1073–1075, 1984.

Asakawa, Y.: Biologically active substances obtained from Bryophytes. J. Hattori Bot. Lab. 50: 123, 1981.

Asakawa, Y.: Chemical constituents of the Hepaticae. In: Progr. Chem. Org. Nat. Prod. 42: 1–286, 1982.

Benesova, V. and V. Herout: Components of liverworts, their chemical structures and biological activity. Bryophytorum Bibliotheca 13: 355, 1978.

Clarke, G. C. S. and J. G. Duckett (ed.): Bryophyte systematics, Acad. Press, London, New York, Toronto, Sydney, San Francisco, 1980.

Frahm, J.-P. und W. Frey: Moosflora. Ulmer-Verl., 1983 (Taschenbuch).

Frey, W., H. Hurka, F. Oberwinkler: Beiträge zur Biologie der niederen Pflanzen. G. Fischer-Verl., Stuttgart, New York, 1977.

Huneck, S.: Chemistry and biochemistry of Bryophytes, in: New Manual of Bryology (R. M. Schuster ed.), 2. Vol. Koeltz Scientific Books, Königstein, 1983.

Markham, K. R. and L. J. Porter: Chemical constituents of the Bryophytes, in: Progr. Phytochemistry, Vol. 5, 181–272, Pergamon Press, Oxford, 1978.

Nimz, H. H. und R. Tutschek: Kohlenstoff-13-NMR-Spektren von Ligninen; zur Frage des Ligningehalts von Moosen. Holzforschung 31: 101–106, 1977.

Rudolph, H.: 15 Jahre Kultur von Sphagnen unter definierten Bedingungen: Eine Übersicht über Resultate, Probleme und Perspektiven. Congrès International de Bryologie Bordeaux, Bryophytorum Bibliotheca 13: 279–309, 1977.

– und A. Jöhnk: Physiological aspects of phenolic compounds in the cell walls of Sphagna. J. Hattori Bot. Lab. 53: 37–45, 1982.

– and J. Samland: Occurrence and metabolism of sphagnum acid in the cell walls of Bryophytes Phytochemistry, in Press.

Tutschek, R., H. Rudolph, P. H. Wagner und R. Kreher: Struktur eines kristallinen Phenols aus der Zellwand von *Sphagnum magellanicum*. Biochem. Physiol. Pflanzen 164: 461–464, 1973.

Vowinkel, E.: Die Struktur des Sphagnorubins. Chem. Ber. 108: 1166–1181, 1975.

Watson, E. V.: The structure and life of Bryophytes. Hutchinson u. Co. LTD, London, 1978.

Zinsmeister, H. D. and R. Mues: The flavonoid chemistry of Bryophytes. Rev. Latinoamer. Quim. 11: 23, 1980.

Die jetzt folgenden höheren Pflanzen (Pteridophyta und Spermatophyta) sind zusammen mit den Bryophyta wahrscheinlich eines Ursprungs: Aus Grünalgen haben sich – lange vor dem Ende der Silurzeit – erste Landpflanzen entwickelt, die sich allmählich zu der uns bekannten Fülle und Mannigfaltigkeit an Kormuspflanzen entwickelten. Mit Ausnahme der ersten – fossilen – Vertreter besitzen sie eine echte, vielschichtige Wurzel und einen echten Sproß aus beblätterten Sproßachsen, die von Leitbündeln durchzogen sind. Lignin, Cutin und Suberin sind für sie typische Neuerwerbungen und Voraussetzung für die Bildung funktionsfähiger Stütz- und Transpirationsschutz-Einrichtungen, die die reiche Entfaltung der kormophytischen Landpflanzen erst ermöglichten. Sekun-

däres Dickenwachstum ist – unabhängig voneinander – schon früh von verschiedenen Vertretern erworben worden (Steinkohlenwälder!). Wenn auch im Laufe der Phylogenese noch verschiedene markante Merkmals«verbesserungen» im Sinne besseren Angepaßtseins und verstärkter Konkurrenzkraft erfolgten (Tracheiden → Tracheen; einfache Befruchtung und Endospermbildung «auf gut Glück» → doppelte Befruchtung; Unabhängigwerden der Befruchtung von Außenbedingungen durch den Bestäubungsvorgang; Synthese mannigfaltiger Lock-, Duft- und Giftstoffe) – der Grundbauplan blieb erhalten.

12. Abteilung: Pteridophyta, Farnpflanzen*

1. Klasse: Psilophytatae (Urfarne)

Die Urfarne traten im obersten Silur als erste Landpflanzen auf und starben bereits mit Beginn des Oberdevon wieder aus. Als Prototyp gilt *Rhynia,* die «Urlandpflanze», über deren histologischen Bau wir durch Schliffe der in Silikatlösungen fossilierten Pflanzen überraschend gut unterrichtet sind. Heutigen Binsen ähnelnd, dürften sie feuchte Senken besiedelt haben. Ihr Sproß war noch nicht in Blätter und Achse gegliedert (Abb. 30); die Endverzweigungen – mögen sie fertil oder steril sein – nennt man (Ur-)Telome. Bereits bei den *Rhynia*-ähnlichen Urfarnen zeichnete sich eine Entwicklung ab, die zu den 3 Hauptlinien der Pteridophyten (Bärlappe, Schachtelhalme und Farne im engeren Sinne) sowie zu den Spermatophyten führen sollte.

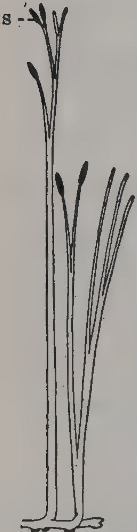


Abb. 30: *Rhynia*-Sprosse mit s Sporangien (174 ×). (Nach Kidston u. Lang.)

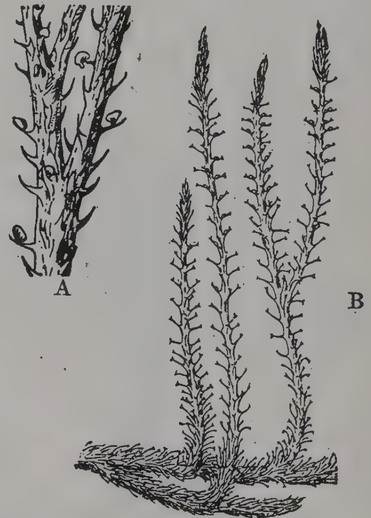


Abb. 31: Fossile Lycopodiales. A *Drepanophycus spinaeformis*; Unter-Devon. B *Protolepidodendron scharyanum,* Mittel-Devon. (¼ ×). (Nach Kräusel u. Weyland.)

---

* Farne im engeren Sinne: → Filicatae, s. S. 80ff.

2. Klasse: Psilotatae

mit den isoliert stehenden Gattungen *Psilotum* und *Tmesipteris* (je 2 tropische, vorwiegend epiphytische Arten).

3. Klasse: Lycopodiatae (Bärlappgewächse)

Viele spiralig gestellte, kleine Schuppenblätter («Mikrophylle») mit achselständigem, zartem Häutchen* («Ligula») und – falls fertil – oberseitig sitzendem Sporangium sowie gabelige Verzweigung von Sproß und Wurzel zeichnen die Bärlappgewächse aus. Die ältesten Vertreter aus dem Unterdevon (z. B. *Drepanophycus spinaeformis*, Abb. 31) erinnern u. a. dadurch an Rhyniaceae, daß die Sporophylle nicht zu Sporophyllständen («Blüten») vereinigt waren. Die teilweise gabeligen Blättchen verdeutlichen ihre Herkunft aus Telomen, wobei – wie bei der Stellung der Sporangien – die Elementarprozesse der Übergipfelung und Reduktion zur Erklärung ausreichen (vgl. Telomtheorie). Die weitere Entwicklung der Bärlappe führte von isosporen zu heterosporen Vertretern. Die baumförmigen Lepidodendrales (Schuppenbäume, Siegelbäume) hatten wesentlichen Anteil an der Steinkohlebildung. Heute existieren nur noch krautige Vertreter. Systematische Gliederung:

1. Ordnung: Lycopodiales (heute nur Familie **Lycopodiaceae**). – Krautig, isospor. *Lycopodium* und verwandte Gattungen (Bärlappe, «Schlangenmoos», mit mehreren einheimischen Vertretern; Abb. 32). Die (Iso-)Sporen, vor allem von *Lycopodium clavatum*, finden pharmazeutisch als Dispergens Verwendung («Lycopodium»).

Durch hohen Auslesewert begünstigt sind bereits bei den Pteridophyten verschiedentlich Giftstoffe akkumuliert worden. Bekannt ist zum Beispiel das Vorkommen von Alkaloiden (besonders Lycopodin) in *Lycopodium* und verwandten Gattungen. Strukturell handelt es sich um vom Chinolin ableitbare Verbindungen, für die Lysin biogenetischer Precursor sein dürfte.

Ein weiteres familienspezifisches Merkmal ist die ausgeprägte Akkumulation von Aluminium-Ionen in der Vakuole.

2. Ordnung: Selaginellales. – Krautig, heterospor (Abb. 33). Tropisch, in Europa *Selaginella selaginoides*, *S. helvetica* und – im mediterr. Raum – *S. denticulata*.

3. Ordnung: Lepidodendrales. – Holzpflanzen, heterospor, ausgestorben (s. o.).

4. Ordnung: Isoëtales. – Krautig, heterospor. Die einheimischen, selten gewordenen Brachsenkräuter *Isoëtes lacustris* (Abb. 34) und *I. echinospora* sind submerse Charakterpflanzen oligotropher Seen.

4. Klasse: Equisetatae (Schachtelhalmgewächse)

Auch die Schachtelhalme haben Mikrophylle, die aber im Gegensatz zu denen der Bärlappe quirlig stehen. Die Sporangien sitzen zu mehreren (5–10) an der Unterseite von Sporophyllen, die die Form einbeiniger Tischchen haben. Sie sind zu zapfenförmigen, endständigen Sporophyllständen vereinigt (Abb. 35). Auch hier ist Heterosporie und sekundäres Dickenwachstum baumförmiger Vertreter – konvergent – erworben worden.

---

* Bei Lycopodiales aber fehlend.

Abb. 32: Lycopodiales. A–C *Lycopodium clavatum.* A Pflanze mit Sporophyllständen (ca. ½ ×). B Sporophyll mit aufgesprungenem Sporangium (vergr.). C Sporen in 2 Ansichten (vergr). D *Diphasium complanatum.* Reifes Prothallium mit an Antheridien, ar Archegonien und pilzführenden Zellen (schwarz) (24 ×). (A *Orig.*; B, C nach SCHENCK, D nach BRUCHMANN.)

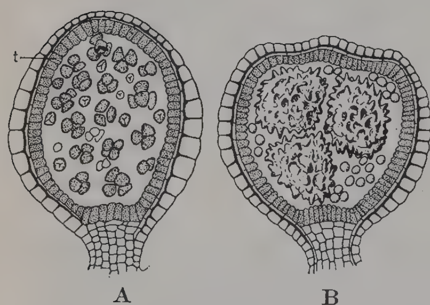


Abb. 33: Selaginellales. A–B *Selaginella inaequalifolia.* A Mikrosporangium mit Mikrosporentetraden; t Tapetumzellen. B Megasporangium mit einer Megasporentetrade und vielen verkümmerten Sporenmutterzellen. (70 ×, nach SACHS.)

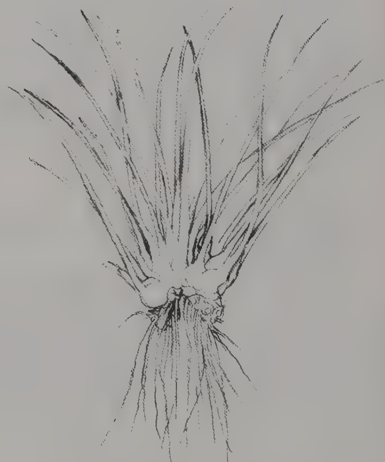


Abb. 34: Isoëtales. *Isoëtes lacustris* (½ ×), Orig.

Neben den **Sphenophyllales**, ausgestorbenen, *Galium*-artig anmutenden kleinen Spreizklimmern insbesondere der Steinkohlenzeit, unterscheidet man die **Equisetales** mit den zwei wichtigsten Familien:

1. *Familie:* **Calamitaceae.** Ausgestorbene, bis 30 m hohe Baumschachtelhalme des Karbons (Steinkohlenwälder!) und Perms. Neben isosporen auch heterospore Formen.

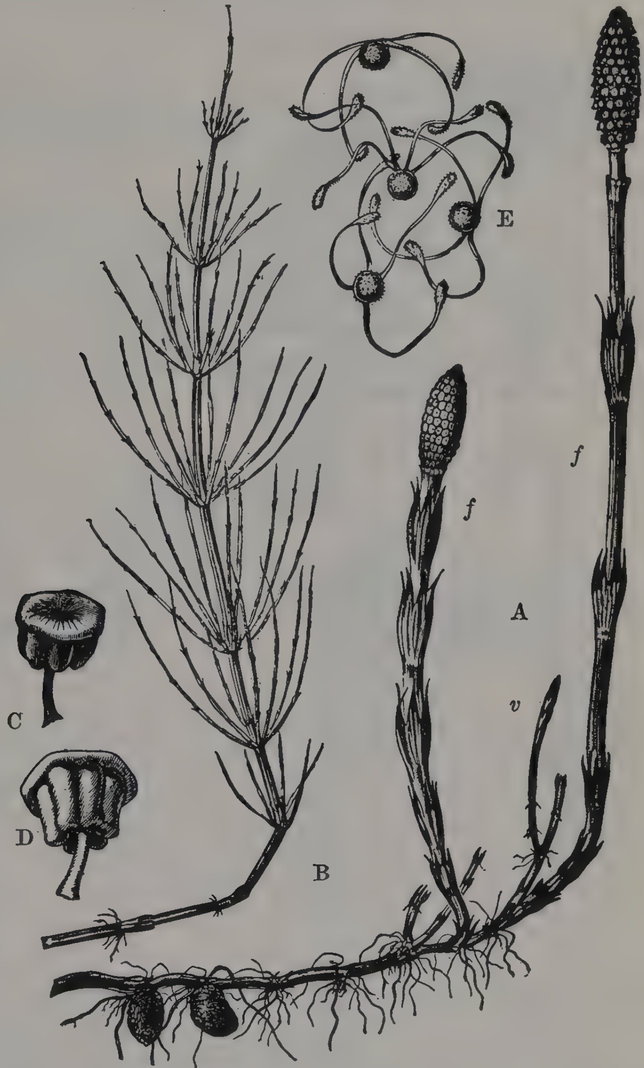


Abb. 35: *Equisetum arvense.* A Fertile Sprosse (f) mit Sporophyllständen, dem knollentragenden Rhizom entspringend, mit v jungem, sterilen Sproß. B Steriler, grüner Sproß. C–D Sporophylle mit Sporangien. E Sporen mit ausgebreiteten Hapteren (Perisporbildungen). (A, B ½ ×; C, D 6 ×; E 100 ×; nach SCHENCK.)

2. *Familie:* **Equisetaceae.** Einzige Gattung *Equisetum*, der Schachtelhalm (Abb. 35), als Überrest einer im Mesozoikum reich entfalteten Familie. Die Equisetaceae zeichnen sich durch hohe Kieselsäuregehalte aus, wobei das Silikat in Form von Zellwandverkieselungen (charakteristisch z. B. die Kieselleisten der Stomata) die mechanischen Funktionen des Lignins weitgehend übernommen hat. Auf Grund dieser Zellwandverkieselun-

gen wurden die sterilen Sprosse von *Equisetum arvense,* dem Ackerschachtelhalm, früher als Zinnputzmittel («Zinnkraut») benutzt.

Die sterilen Sprosse von *E. arvense* gelten als Diureticum, wohl wegen des Gehalts an neutralen Saponinen («Equisetonin») und Flavonoiden. In vielen Schachtelhalmen kommen Alkaloide vor, insbesondere im giftigen Sumpfschachtelhalm, *E. palustre.* Hauptalkaloid ist das Palustrin, ein Piperidinalkaloid.

5. Klasse: Filicatae (Farngewächse)

Die Farnpflanzen haben im Gegensatz zu den Bärlappen und Schachtelhalmen Megaphylle (Abb. 37 A), deren Entstehung aus einem Telomstand durch Übergipfelung, Planation und Verwachsung erklärbar ist. Die Sporangien sitzen in Vielzahl zumeist an der Unterseite.

Die «**Primofilices**» verkörpern wiederum die Zwischenformen zu den «Psilophyten». Diese im Mitteldevon bis zum Unterkarbon verbreiteten Pflanzen hatten zumeist noch sogenannte Raumwedel (Planation noch nicht stattgefunden). Man nimmt heute an, daß sich aus ihnen einerseits die Farnpflanzen entwickelten, daß sie andererseits (als isospore oder z. T. schon heterospore «Progymnospermen») zum Ursprung der Samenpflanzen wurden.

Bei den «**eusporangiaten**» **Farnen** besteht die Sporangienwand aus mehreren Zellschichten. Zur 1. Ordnung *Ophioglossales* gehören die ursprünglich anmutenden



Abb. 36: Ophioglossales. Sporophyten von A *Ophioglossum vulgatum* (½ ×) und B *Botrychium lunaria* (⅔ ×). (Nach Mägdefrau.)

Gattungen *Ophioglossum* (Natternzunge) und *Botrychium* (Mondraute) (Abb. 36). Die 2. Ordnung *Marattiales* kommt mit ca. 200 Arten auch heute noch in tropischen Wäldern vor.

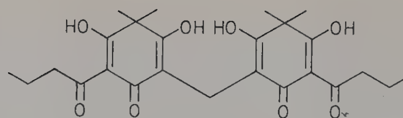
Bei den «**leptosporangiaten**» **Farnen** besteht die Wand der reifen Sporangien aus nur einer Zellschicht. Isosporie! Hierzu gehören u. a. die uns bekannten, krautigen Farnpflanzen (aber auch Baumfarne), die in der großen Mehrzahl in der umfangreichen Familie der **Polypodiaceae** (7000 Arten) zusammengefaßt werden.



Abb. 37: Polypodiaceae. A–F *Dryopteris filix-mas*. A Sporophyt (⅛ ×). B Schnitt durch Sorus; Plazenta mit Sporangien und schirmförmigem Indusium (16 ×). C Fiederchen mit jungen, noch vom Indusium bedeckten Sori (1 ×). D Älteres Stadium; Indusium geschrumpft; Sporangien z. T. sichtbar (1 ×). E Prothallium von der Unterseite mit arch Archegonien und anth Antheridien zwischen Rhizoiden (10 ×). F Reifes Antheridium entläßt Spermatozoiden (200 ×). G Vielgeißliger Spermatozoid von *Thelypteris palustris* (2400 ×). H Geöffnetes Archegonium von *Polypodium vulgare* mit Eizelle (200 ×). (A, C–D nach Schenck; B, E–F nach Kny; G nach Dracinschi; H nach Strasburger.)

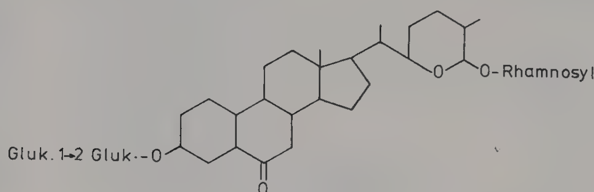
An Inhaltsstoffen kommen **Gerbstoffe** verbreitet vor. Soweit bekannt, handelt es sich um kondensierte Gerbstoffe. Procyanidine als mögliche Vorstufen sind – ebenso wie auch andere flavonoide Verbindungen – häufig anzutreffen.

Charakteristische phenolische Inhaltsstoffe speziell des Genus *Dryopteris* sind **Butanonphlorogluzide** mit ausgesprochen taenifuger Wirkung (Aspidinol, Albaspidin, Flavaspidsäure u. a.). Seit alters her fanden daher Extrakte aus dem Rhizom des Wurmfarns *Dryopteris filix-mas* (Abb. 37) als Bandwurmmittel Verwendung. Wegen der geringen therapeutischen Breite dieser Wirkstoffe werden heute jedoch andersartige synthetische Verbindungen bevorzugt.



Albaspidin

In den unterirdischen Organen der Polypodiales wird oftmals reichlich Stärke gespeichert. Vereinzelt überwiegen auch Saccharose und andere Zucker, so z. B. im süßschmeckenden Rhizom von *Polypodium vulgare,* dem Engelsüß. Frühere Angaben über das Vorkommen von Glycyrrhizin in der obsoleten Droge treffen nicht zu, wohl aber konnten neben einem hohen Gehalt an Ecdysonen triterpenoide Saponine, darunter auch eines mit süßem Geschmack nachgewiesen werden. Diese als Osladin bezeichnete Substanz besitzt einen der höchsten Süßwerte (3000 mal höhere Süßkraft als Saccharose), eine Nutzung als biogener Süßstoff ist jedoch wegen der geringen Konzentration in der Droge nicht praktikabel.



Osladin

Zu den **Wasserfarnen** (**«Hydropterides»**) schließlich faßt man wenige, evtl. nicht näher miteinander verwandte Gattungen kleiner wasser- oder sumpfbewohnender Kräuter zusammen. Heterosporie; Sporangien in besonderen Behältern (Sporokarpien) eingeschlossen. Hierzu der Kleefarn *Marsilea quadrifolia,* der Pillenfarn *Pilularia globulifera* und die beiden Schwimmfarne *Salvinia natans* (Abb. 38) und *Azolla* div. spec. *Azolla* ist aufgrund der Symbiose mit dem Cyanobakterium *Nostoc azollae* von großem praktischen Interesse zur Stickstoffversorgung von Wasserreis-Feldern in Ostasien (Bindung bis zu 3 kg atm. N_2 pro Tag und Hektar).

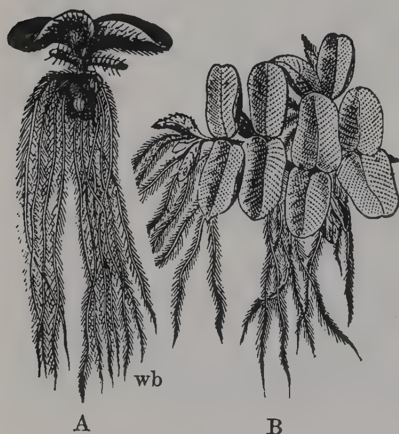


Abb. 38: *Salvinia natans.* Sproßstück A von der Seite (mit rundlichen Sporangienbehältern) und B von oben; wb blatthomologe «Wurzeln». (¾ ×, nach BISCHOFF.)

Generationswechsel der Pteridophyta:

Der Generationswechsel ist, wie üblich, mit einem Kernphasenwechsel (haploid-diploid-haploid) gekoppelt.

Den ursprünglichen Typus eines Wechsels zwischen einer haploiden gametenbildenden (Gametophyt) sowie einer diploiden meiosporenbildenden *(Sporophyt)* Generation findet man bei den isosporen Pteridophyten, für die die heute noch existierenden Bärlappe (Ordnung Lycopodiales), Schachtelhalme (Gattung *Equisetum*) und alle Farnpflanzen (außer Wasserfarnen) Beispiele sind (vgl. hierzu die Abb. 32, 35 und 37).

Bärlapp	Schachtelhalm	Farn
1. Die haploide Spore keimt zu einem Prothallium aus.		
Die Prothallien sind bis 2 cm große, wulstig gelappte, langlebige, unterirdische Thalli. Mykorrhiza!	Die Prothallien sind kleine, grüne, auf dem Erdboden wurzelnde, reich verzweigte Thalli.	Die Prothallien sind bis 2 cm große, grüne, auf dem Erdboden wurzelnde, meist unverzweigte, flache Thalli.
2. Am Prothallium entstehen die Gametangien (♀ Archegonien und ♂ Antheridien).		
3. Die Spermatozoiden gelangen chemotaktisch zur Eizelle (Wasser als Medium). Befruchtung.		
4. Die Zygote wächst zu einer diploiden, großen Pflanze aus.		
5. An bestimmten Blättern, den Sporophyllen, entstehen Sporangien. Darin erfolgt Sporenbildung unter Reduktionsteilung.		
Sporophylle in Vielzahl meist zu Sporophyllständen («Blüten») angeordnet.	Sporophylle in Vielzahl zu Sporophyllständen («Blüten») angeordnet.	An den Sporophyllen oder Sporotrophophyllen (meist unterseits) jeweils mehrere Sporangien, zu Sori vereinigt. Diese meist vom Indusium (Schleier) überdeckt.

Von isosporen Pteridophyten ausgehend ist eine – in mehreren Zweigen gleichsinnig verlaufende – Entwicklung zu höheren Organisationsstufen hin unter fortschreitender Reduktion des Gametophyten erfolgt, die in einem Falle in der Entstehung der höchstorganisierten Angiospermen ihren vorläufigen Abschluß fand. Die 5 wichtigsten Stufen sind aus Abb. 39 ersichtlich.

Erläuterung zur Abb. 39 (Stufen waagrecht, Spalten senkrecht):

Zu Spalte 1: Bei gleichzeitiger Verringerung der Zahl der Megasporen erfolgt eine Vergrößerung der einzelnen Spore [damit Vermehrung der Nährstoffe, die, im Megaprothallium (= primäres Endosperm) lokalisiert, der Ernährung der jungen Pflanze dienen]. Anfangs gelangen die Megasporen durch Aufplatzen der Sporangienwand ins Freie; nach Reduktion der Zahl der Megasporen auf eine einzige bildet das einsporige Sporangium die Verbreitungseinheit (analog bei Angiospermen: mehrsamige Streufrucht → einsamige Schließfrucht). Wenn späterhin die Entwicklung der jungen Pflanze auf der Mutterpflanze erfolgt, sind als weiterer Schutz Integumente und eventuell eine Fruchtwand ausgebildet.

Bei den Samenpflanzen verbleiben die Megasporangien bis zur Bildung einer jungen Pflanze an der Mutterpflanze. Verbreitungseinheiten sind hier die Samen bzw. Früchte. Die Fruchtknotenwand hat sich zur Fruchtwand umgebildet, die Integumente zur Samenschale, die Megasporangienwand zum Perisperm (falls vorhanden); durch Befruchtung der Eizelle hat sich ein Embryo entwickelt; er kann von einem Endosperm (Nährgewebe) umgeben sein, das aber in Stufe 4 und 5

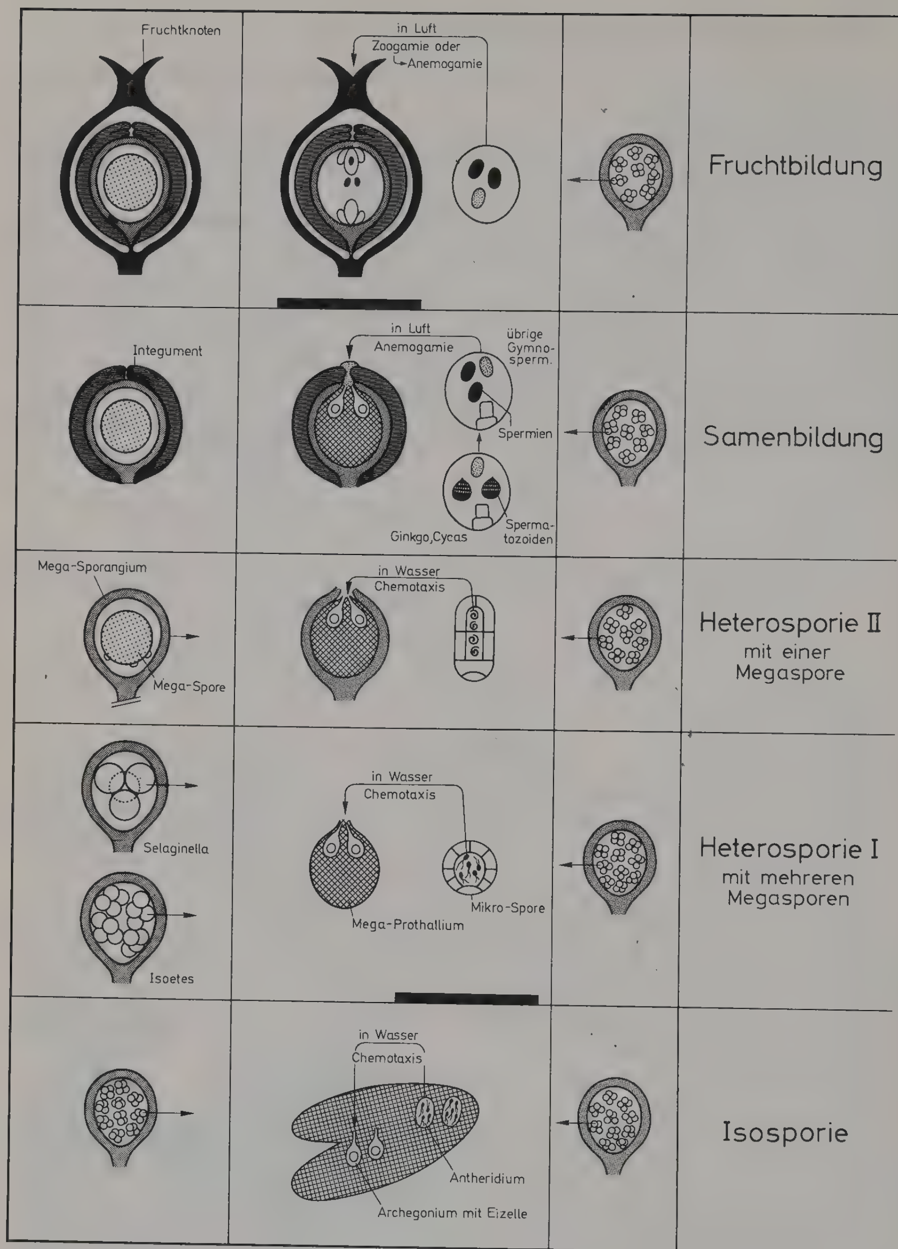
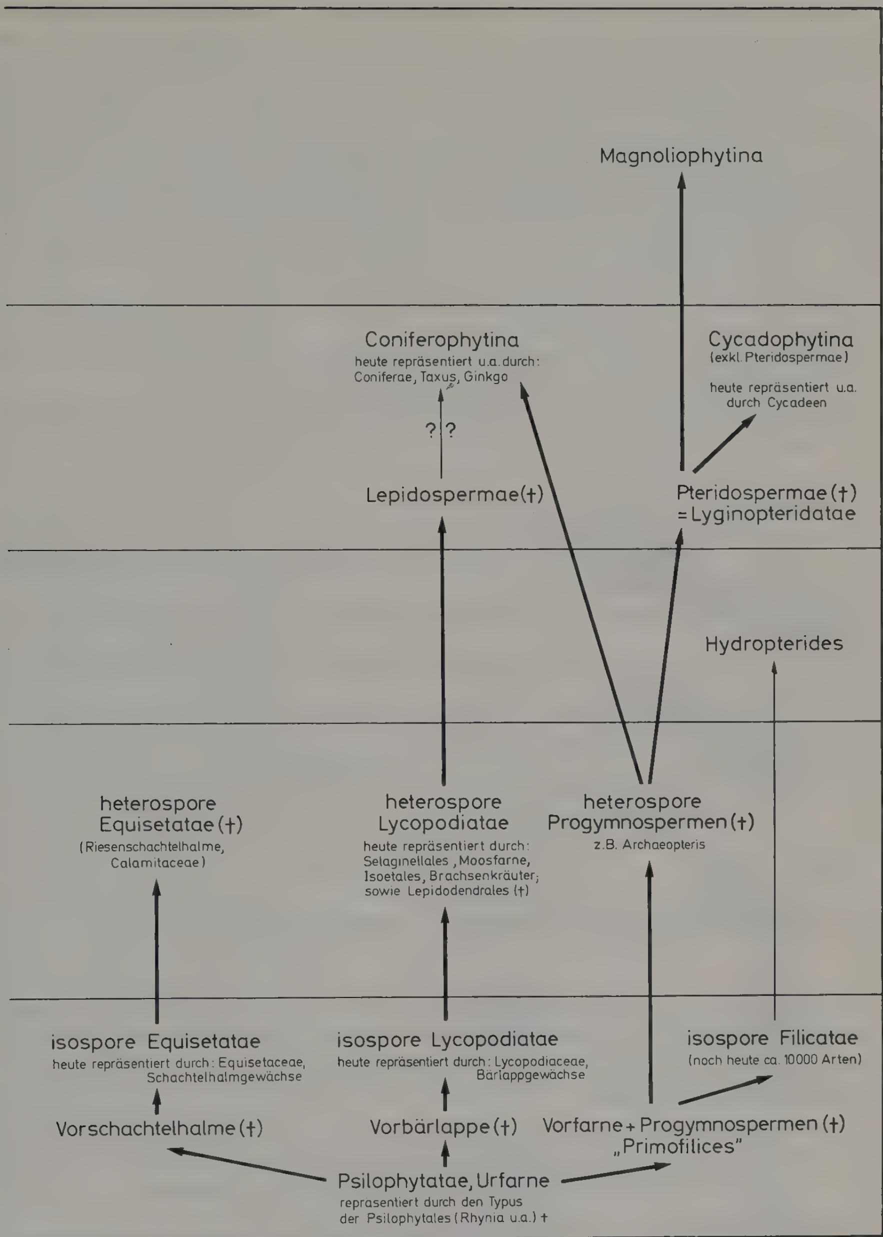


Abb. 39: Die Evolution der Kormophyten sowie die mutmaßlichen Entwicklungsstufen in der zeichnet den stärksten Reduktionsschritt im ♀ bzw. ♂ Gametophyten.



reduktiven Veränderung ihrer Gametophyten. Vgl. den Text S. 83 u. 85. Der schwarze Balken kenn-

völlig verschiedenen Ursprungs ist: Bei den Gymnospermen ist es – als primäres Endosperm – das schon vorher vorhandene Prothallium, bei den Angiospermen entsteht es erst als triploides Gewebe aus der Verschmelzung eines der Spermakerne mit dem normalerweise diploiden Embryosackkern («doppelte»! Befruchtung).

Zu Spalte 2: Im ♀ Teil, von Stufe 3 ab, bleibt das ♀ Prothallium von der Megasporenwand umhüllt und platzt erst zur Befruchtung auf. Nur geringe Reduktion der Archegonien bis zum Beginn der Stufe 5, danach extreme Vereinfachung (6 Zellen + 2 Kerne). Von Stufe 4 ab (Samenpflanzen) erfolgt eine Bestäubung, d. h. die Mikrosporen werden durch Wind oder auch durch Tiere an die Megasporen gebracht; hier, an der Samenanlage, wächst ein Pollenschlauch aus, der anfangs nur der Befestigung dient und die Spermatozoiden entläßt (Stufe 4a), später die Spermazellen direkt zur Eizelle führt (Stufe 4b und 5).

Arzneipflanzen der Pteridophyta

Lycopodiaceae. *Lycopodium clavatum* L. («Lycopodium»; Herba Lycopodii).
Equisetaceae. *Equisetum arvense* L. (Herba Equiseti).
Polypodiaceae. *Dryopteris filix-mas agg.* (Rhizoma Filicis; Extr.: Filmaronöl), *Polypodium vulgare agg.* (Rhizoma Polypodii).

Literatur Pteridophyta

Berti, G. and F. Bottari: Constituents of ferns. In: Progr. in Phytochemistry, 1: 589–685, 1968.
Jermy, A. C., J. A. Crabbe and B. A. Thomas (eds.): The phylogeny and classification of the ferns. Koeltz Scientific Books, Reprint 1983.
Rasbach, K., H. Rasbach und O. Wilmanns: Die Farnpflanzen Zentraleuropas. G. Fischer-Verl., Stuttgart, 1976.
Richardson, P. M.: The taxonomic significance of xanthones in ferns. Biochem. Syst. Ecol. 12: 1–6, 1984.
Smith, G. M.: Cryptogamic Botany, Vol. II. Bryophytes and Pteridophytes. Mc Graw-Hill Book Comp., Inc., New York, Toronto, London, 1955.
Sporne, K. R.: The morphology of Pteridophytes. Hutchinson & Co, London, 1975.
Tryon, R. und A.: Ferns and allied plants. Springer-Verl., Berlin, Heidelberg, New York, 1982.

13. Abteilung: Spermatophyta, Samenpflanzen

Die Megasporangien (= Nucelli), hier noch von einer schützenden Hülle, den 1 oder 2 Integumenten umgeben, verbleiben auf der Pflanze. Sie fallen erst ab, wenn nach vollzogener Befruchtung sich aus den Samenanlagen, d. h. Nucellus + Integument(en), die Samen entwickelt haben.

Samen = eine junge Pflanze (Embryo) im Ruhezustand, die umgeben ist von einem Nährgewebe* (Gymnospermen: primäres Endosperm, Angiospermen: sekundäres Endosperm) und geschützt ist durch die Samenschale (aus den Integumenten der Samenanlage hervorgegangen).

Bei den Spermatophyten gibt es neue Begriffe. Seit den grundlegenden vergleichenden Untersuchungen von Hofmeister (1851) kann man diese mit den bei Pteridophyten gebräuchlichen homologisieren.

* In abgeleiteten Fällen kann auch im – dann erhalten gebliebenen – Nucellusgewebe («Perisperm») oder im Embryo (vor allem in den Kotyledonen) das Nährgewebe entwickelt sein.

Danach entsprechen sich:

Megasporophyll	= Fruchtblatt	Mikrosporophyll	= Staubblatt
Megasporangium	= Nucellus	Mikrosporangium	= Pollensack
Megaspore	= einkerniger Embryosack	Mikrospore	= einkerniges Pollenkorn
Megaprothallium	= primäres Endosperm (nur bei Gymnospermen)	Mikroprothallium	= mehrkerniges Pollenkorn bzw. Pollenschlauch

Wir unterscheiden 3 **Unterabteilungen**, deren phylogenetischer Zusammenhang aus Abb. 1 und 39 hervorgeht:

1. Unterabteilung: Coniferophytina (= Gymnospermae p. p., gabel- und nadelblättrige Nacktsamer).
2. Unterabteilung: Cycadophytina (= Gymnospermae p. p., fiederblättrige Nacktsamer).
3. Unterabteilung: Magnoliophytina (= Angiospermae, Bedecktsamer).

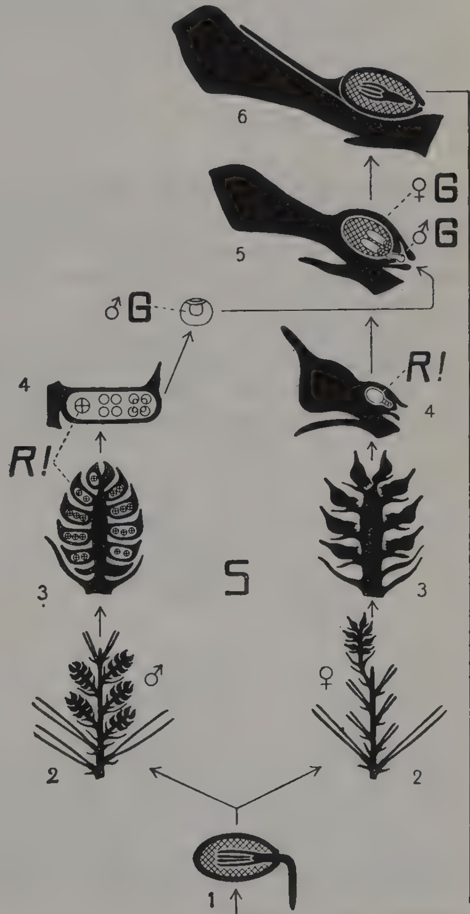
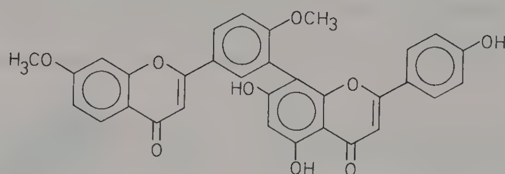


Abb. 40: Generationswechsel einer gymnospermen Samenpflanze *(Pinus)*, schematisch. 1 Keimender Samen mit Embryo, primärem Endosperm (schraffiert) und Samenschale. 2 Sprosse mit ♂ und ♀ Blütenständen. 3 ♂ und ♀ Blütenstand (junge Zapfen). 4 links: Staubblatt mit Pollenmutterzellen, ein- und mehrzelligen Pollenkörnern (Luftsäcke von *Pinus*-pollen nicht gezeichnet) sowie Entwicklung des ♂ Gametophyten; rechts: Tragblatt der ♀ Blüte (= Deckschuppe), darüber verschmolzene Samenschuppen, darauf frei liegende Samenanlage mit Embryosackzellen (nur 1 von 4 entwikkelt). 5 ♀ Blüte und Samenanlage zur Zeit der Befruchtung mit keimendem Pollenkorn (♂) und ♀ Gametophyten (Eizellen weiß). 6 Reife Zapfenschuppe mit – geflügeltem – Samen. – Schwarz: diploide Phase, hell: haploide Phase. G Gametophyt, S Sporophyt. R! Reduktionsteilung. (Nach Firbas.)

Wir besprechen zunächst die beiden gymnospermen Unterabteilungen, bei denen trotz der offensichtlich getrennten Entwicklung die Übereinstimmungen groß sind. Der in Abb. 40 dargestellte ontogenetische Entwicklungsablauf der Coniferophytina gilt prinzipiell auch für die Cycadophytina.

In den chemischen Merkmalen bestehen besonders weitgehende Gemeinsamkeiten, so daß die Grundzüge hier zusammengefaßt werden können:

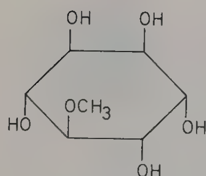
Polyphenole. Unter den bei den Gymnospermen weit verbreiteten polyphenolischen Stoffen (u. a. Procyanidine und kondensierte Gerbstoffe) interessieren insbesondere die Bis-Flavonoide; sie sind von den Angiospermen bisher nur ausnahmsweise bekanntgeworden. Daß diese Bis-Flavonoide in den Gnetatae (nur eine *Ephedra*-Art untersucht) fehlen, überrascht weniger als die völlige Abwesenheit in den Pinaceae, wo sie durch eine Reihe relativ ungewöhnlicher Flavonoide ersetzt sind. Grundkörper der Bis-Flavonoide ist das Amentoflavon, dessen Dimethyläther, das Ginkgetin, formelmäßig dargestellt ist.



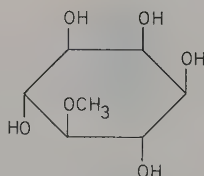
Ginkgetin

Terpene. Während Tri- und Polyterpene nur in geringen Mengen vorkommen oder ganz fehlen, sind niedere Terpene (auch Diterpene) als Bestandteile der meist in schizogenen Exkretgängen abgelagerten ätherischen Öle häufig; auch die Harze enthalten Terpene (= Diterpensäuren), während Phenylpropankörper als Bestandteile der ätherischen Öle und Harze sehr selten sind.

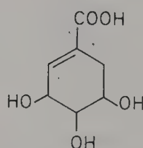
Cyclitole. Recht charakteristisch ist das verbreitete Vorkommen von Cyclitolen (Pinitol und/oder Sequoyitol) in Zweigen und Nadeln. Hier ist besonders Sequoyitol von Interesse, der bei allen Gymnospermen-Familien bis auf die Gnetatae nachgewiesen wurde, den Angiospermen aber fehlt.



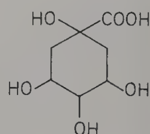
Pinitol



Sequoyitol



Shikimisäure



Chinasäure

Organische Säuren. Wenn auch nicht auf die Gymnospermen beschränkt, so ist das allgemeine Auftreten von Shikimisäure und/oder Chinasäure (nur bei den Cycadatae fehlend; die Gnetatae bisher nicht untersucht) in der Vakuole besonders der jungen Gymnospermenblätter (bzw. Nadeln) durchaus bezeichnend.

Wachse. Viele Blätter, zumindest von immergrünen Arten, enthalten typische, sogenannte Estolidwachse. Bausteine sind Hydroxyfettsäuren und Dicarbonsäuren, die zu kettenförmigen Molekülen miteinander verestert sind.

Von besonderem Interesse sind die **Zellwandstoffe,** bringen sie doch nicht nur weitgehend gemeinsame Züge der Gymnospermen zum Ausdruck, sondern auch auffällige Unterschiede zu den Angiospermen:

a) Als Zellulosebegleiter finden sich bei den Gymnospermen Mannane und Xylane etwa im Verhältnis 1:1, während bei den Angiospermen Xylane überwiegen (X/M = 10:1). Wie auch in anderen Merkmalen nähern sich die Gnetatae hierin den angiospermen Pflanzen.

b) Das **Lignin** der Gymnospermen zeichnet sich durch das Vorherrschen der Coniferylkomponente aus. Wie Tab. 2 zeigt, steigt mit fortschreitender Entwicklungshöhe offensichtlich der Methoxylgehalt an. Bei Farnen und Gymnospermen steht der Coniferylalkohol als weitaus wichtigster Ligninbaustein fest; den beiden übrigen Komponenten kommt nur geringe Bedeutung zu (Mäule-Test negativ). Bei den Angiospermen überwiegt hingegen die Sinapylkomponente, ohne daß der Coniferylbaustein fehlt (Verhältnis meistens 3:1). Der methoxylfreie Anteil, bei den monocotylen Pflanzen noch etwas höher, sinkt bei den dicotylen z. T. bis auf schwer nachweisbare Spuren ab. Systematisch interessant sind die bisher bekannt gewordenen Sippen mit abweichenden Verhältnissen: Zwei ursprüngliche Vertreter der dicotylen Pflanzen aus der Familie der Winteraceen (Magnoliales) weisen in ihrer Ligninzusammensetzung ähnlich intermediäre Züge auf wie einige Vertreter der Gymnospermen, darunter *Welwitschia* (Gnetatae). Das Lignin der übrigen Gnetatae ähnelt sogar dem der angiospermen Pflanzen.

Tab. 2. Relative Anteile (in %) der 3 wichtigsten Komponenten, die bei der Nitrobenzoloxidation des Holzes (Lignins) entstehen.

<table>
<tr><th></th><th>Zahl der untersuchten Arten</th><th>p-Hydroxy-benzaldehyd
HO–⟨⟩–CHO
entsteht aus p-Hydroxy-zimtalkohol</th><th>Vanillin
H_3CO; HO–⟨⟩–CHO
entsteht aus Coniferylalkohol</th><th>Syringaaldehyd
H_3CO; HO–⟨⟩–CHO; H_3CO
entsteht aus Sinapylalkohol</th></tr>
<tr><td>Farne</td><td>1</td><td rowspan="10">1–10</td><td rowspan="2">85–99</td><td rowspan="2">< 1</td></tr>
<tr><td>Gymnospermen</td><td>30</td></tr>
<tr><td>Podocarpus (Gymn.)</td><td>2</td><td rowspan="6">40–55</td><td rowspan="6">40–55</td></tr>
<tr><td>Tetraclinis (Gymn.)</td><td>1</td></tr>
<tr><td>Welwitschia (Gymn.)</td><td>1</td></tr>
<tr><td>Belliolum (Dicot.)</td><td>1</td></tr>
<tr><td>Zygogynum (Dicot.)</td><td>1</td></tr>
<tr><td>Poaceen</td><td>4</td></tr>
<tr><td>Gnetatae</td><td>3</td><td rowspan="3">20–30</td><td rowspan="3">70–75</td></tr>
<tr><td>Monocot. Pfl. mit sek. Dick. wachstum</td><td>2</td></tr>
<tr><td>Dicotyle Pflanzen</td><td>21</td><td>< 1</td></tr>
</table>

Auf den offenbar relativ hohen Anteil des Coniferylalkohols bei Poaceen sei schließlich nur noch hingewiesen.

1. Unterabteilung. Coniferophytina (= Gymnospermae p. p.), gabel- und nadelblättrige Nacktsamer

- Blätter klein, schuppenförmig, nadelförmig, bandförmig oder zerteilt-flächig, mit dichotom-paralleler Nervatur (vgl. Abb. 41–45).
- Mega- und Mikrosporangienträger kaum blattartig. Meist nur 1 Pollensackgruppe und 1 Samenanlage an stielartigen Trägern oder sitzend.

1. Klasse: Ginkgoatae

Im Mesozoikum weit verbreitet. Heute lebt nur noch eine einzige Art, der gern gepflanzte Baum *Ginkgo biloba* in einem Reliktareal in SO-Asien. Befruchtung mittels Spermatozoiden (Abb. 41). Die Sarcotesta der Samen enthält hautirritierende Stoffe, die in ihrer Wirkung und Struktur an die *Toxicodendron*-Phenole (S. 174, Anacardiaceae) erinnern.

Extrakte aus den Blättern von *Ginkgo biloba* werden zur Behandlung zerebraler und peripherer arterieller Durchblutungsstörungen eingesetzt. Charakteristische Inhaltsstoffe (Wirkstoffe?) sind Procyanidine, mit p-Cumarsäure veresterte Flavonolglykoside sowie die bisher nur bei *Ginkgo* gefundenen Ginkgolide und das Bilabolid (C 20-Verbindungen mit drei Lactongruppierungen und vier weiteren Ringsystemen im Molekül).

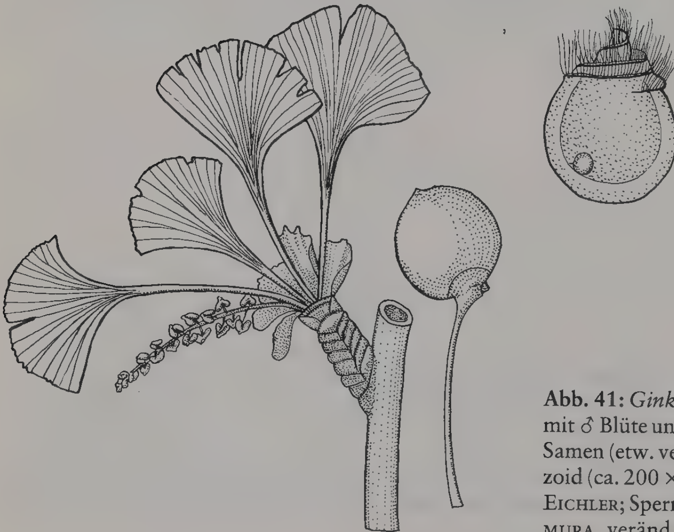
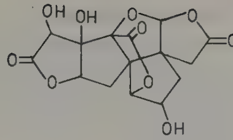


Abb. 41: *Ginkgo biloba*. Kurztrieb mit ♂ Blüte und jungen Blättern (1 ×), Samen (etw. verkl.) und Spermatozoid (ca. 200 ×). (Nach Richard u. Eichler; Spermatozoid nach Shimamura, veränd. u. etw. schematisiert.)



Ginkgolid C

2. Klasse: Pinatae

A. Unterklasse: Cordaitidae: Bis 30 m hohe, Coniferen-ähnliche Bäume des Karbons, heute ausgestorben.

B. Unterklasse: Pinidae (= Coniferae), Nadelhölzer

Zapfenförmige Blüten(stände). Aus der Ordnung der **Pinales** erwähnen wir die folgenden Familien:

1. Familie: **Araucariaceae.** Bäume der Südhemisphäre, z. B. *Araucaria excelsa,* Zimmertanne.

2. Familie: **Pinaceae.** Blätter nadelförmig, schraubig gestellt. Staub«blätter» (mit je 2 Pollensäcken an der Unterseite) schraubig und in Vielzahl zapfenartige Blüten bildend, die nach der Pollination abfallen (Abb. 42 A).

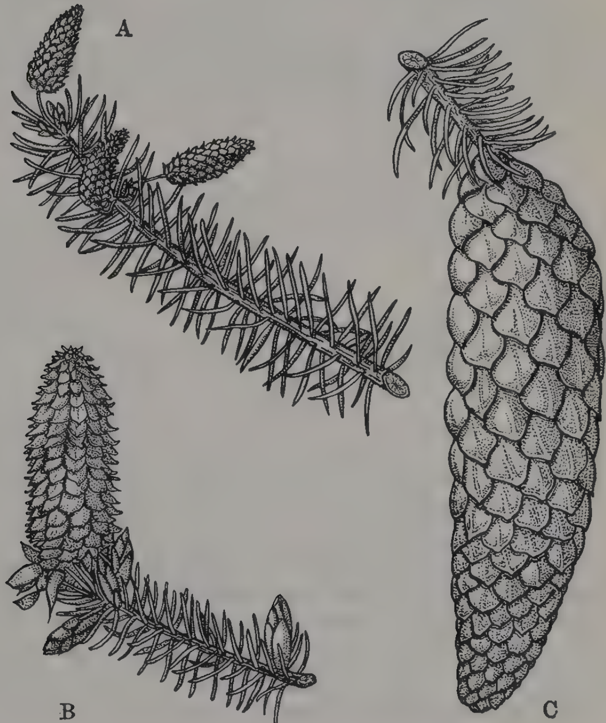
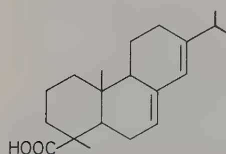


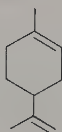
Abb. 42: *Picea abies.* A Sproß mit ♂ Blüten. B Sproß mit ♀ Blütenzapfen (verkl.). C Älterer ♀ Zapfen, hängend (verkl.). (Nach KARSTEN.)

Die schraubig gestellten Schuppen der ♀, verholzenden Zapfen sind dagegen komplexer Natur: In der Achsel einer Deckschuppe entwickelt sich die später stark heranwachsende Samenschuppe mit oberseits je 2 Samenanlagen (Abb. 43). Ein Vergleich mit fossilen Coniferen ergab eine Homologisierung der Samenschuppe (+ Samenanlagen) mit einem Kurzsproß aus sterilen und fertilen Schuppenblättern. Der ♀ Coniferenzapfen ist infolgedessen ein Blütenstand.

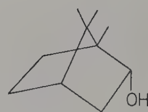
Die Pinaceae sind reich an ätherischen Ölen und Balsamen; während in den schizogenen Exkretgängen der Blätter hauptsächlich ätherische Öle abgelagert werden, finden sich die als Terpentine bezeichneten Öl-Harzgemische (Balsame) in den Exkreträumen des Stammes. Der Harzanteil wird Colophonium genannt und enthält Diterpensäuren (z. B. Abietinsäure, Pimarsäure). Hauptbestandteile der ätherischen Öle (= Terpentinöle) sind Monoterpenkohlenwasserstoffe (z. B. α- und β-Pinen, Limonen, Caren u. a.). In den durch Destillation gewonnenen Blattölen kommen im Gegensatz dazu reichlich Terpenalkohole und Ester vor (z. B. Borneol und Bornylester).



Abietinsäure

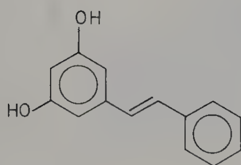

Limonen


α-Pinen

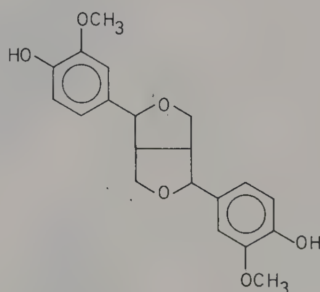


Borneol

Verbreitet sind flavonoide Verbindungen, zu denen wir auch die vor allem in Rinden angehäuften kondensierten Gerbstoffe zählen können. Lignane im Holz – z. B. Pinoresinol im sogenannten «Überwallungsharz» von *Pinus* und *Picea* – und Stilbene, z. B. Pinosylvin im Holz von *Pinus* sind weitere charakteristische, gattungsspezifische chemische Verbindungen, während Bis-Flavonoide fehlen.



Pinosylvin



Pinoresinol

Nadeln an Langtrieben:
Picea (40*) *abies,* Fichte. Ältere Zweige durch ansitzende, alte Nadelkissen «rauh». Samenzapfen hängend, als Ganzes abfallend (Abb. 42). Fichtenrinde ist ein wichtiges Rohmaterial für die Gewinnung technisch genutzten Gerbstoffs.

* hier wie im folgenden: Artenzahl.

Abies (40) *alba*, Weißtanne. Ältere Zweige ohne Nadelkissen, glatt. Samenzapfen aufrecht, bei der Reife an der Pflanze zerfallend (Abb. 43). *Abies balsamea* liefert ein als Kanadabalsam bezeichnetes Terpentin.



Abb. 43: A *Abies nordmanniana,* Sproß mit reifen, z. T. schon zerfallenden Zapfen (etw. verkl.). B, C *Abies alba*, reife ♀ Blüte mit Deckschuppe (d), Samenschuppe (s) und 2 Samen (Sa) (etw. verkl.). (A nach Berg u. Schmidt; B, C nach Firbas.)

Tsuga (14), Hemlocktanne; *Pseudotsuga* (7) *menziesii,* die nordamerikanische Douglasie, auch bei uns von forstwirtschaftlicher Bedeutung. Die Gattungen *Tsuga* und *Pseudotsuga* fanden sich im Tertiär auch in Europa.

Blätter an Lang- und Kurztrieben (zu 15–50 gebüschelt):
Cedrus (4), die immergrüne Zeder.
Larix (10), sommergrün, z. B. die alpin verbreitete Lärche, *Larix decidua,* die hochwertiges «Lärchenterpentin» liefert.

Nadeln an Kurztrieben (zu 2–5):
Pinus (ca. 90), Kiefer (Abb. 44). Die Waldkiefer *Pinus sylvestris* ist in Mitteleuropa in ihrem natürlichen Vorkommen durch Konkurrenz eher auf Grenzstandorte beschränkt: Sande, Hochmoore, Kalkfelshänge. Die Bergkiefer *Pinus mugo* findet man demgegenüber in den südlich gelegenen Mooren und Gebirgen.

Bei beiden Arten stehen die Nadeln zu 2, während die in den Zentralalpen nahe der Baumgrenze verbreitete Arve (= Zirbe, *P. cembra*) und die nordamerikanische, gern gepflanzte Weymouths-Kiefer (*P. strobus*) je 5 Nadeln am Kurztrieb besitzen.

Pinus-Arten sind die Hauptlieferanten des technisch genutzten «Terpentins». Die Balsamgewinnung erfolgt durch künstliche Verwundung der Stämme. Der aus den Wundstellen austretende Balsam wird aufgefangen und gereinigt. Das durch Destillation

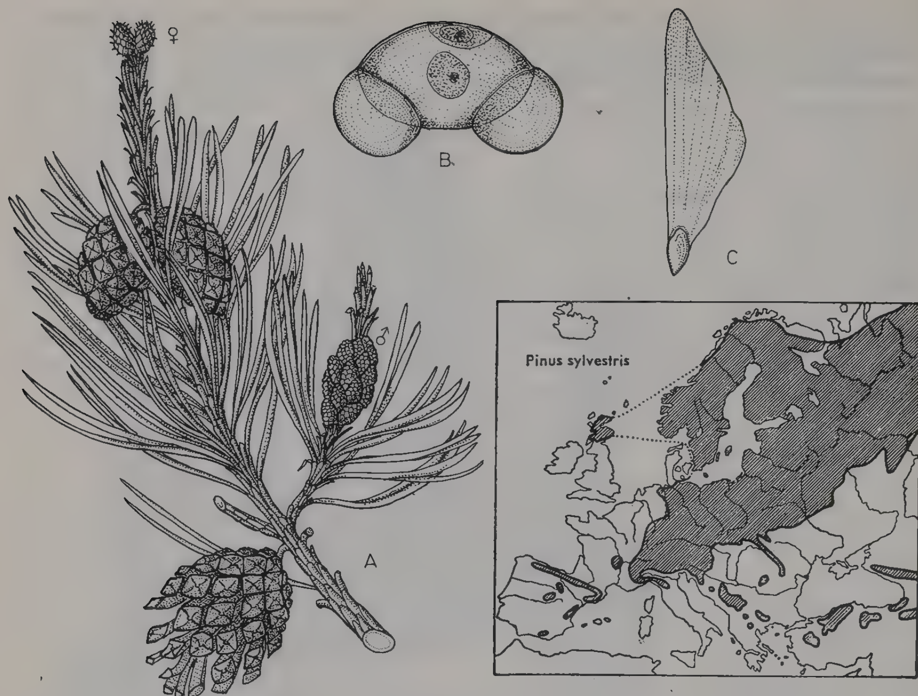


Abb. 44: *Pinus sylvestris.* A Zweig mit ♂ Blüten sowie 2 diesjährigen blühenden, 2 letztjährigen unreifen und 1 vorletztjährigen reifen ♀ Zapfen (etw. verkl.). B Pollenkorn mit Luftsäcken (400 ×). C Geflügelter Same (etw. vergr.). – Natürliches Verbreitungsgebiet von *Pinus sylvestris* in Europa. (A und C nach Berg u. Schmidt; B nach Strasburger.)

von Terpentin gewonnene Terpentinöl wird u. a. arzneilich als hautreizendes Einreibungsmittel gebraucht.

Von *Pinus mugo* ssp. *pumilio* stammt das durch Wasserdampfdestillation aus den Blättern gewonnene «Latschenkiefernöl», Inhalationsmittel bei Bronchitiden.

Der xeromorphe Bau der Coniferenblätter sowie die hohe Frostresistenz vieler Arten sind unter anderem die Ursache für die starke Konkurrenzkraft und damit das massenhafte Vorkommen in der nicht zu stark ozeanisch beeinflußten, arktisch-subarktischen Waldzone rund um die Nordhalbkugel. Aus gleichen Gründen bilden die Coniferen in den Gebirgen bis weit nach Süden hin vielfach eine nur schwach von Laubhölzern durchsetzte Formation.

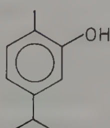
3. *Familie:* **Taxodiaceae.** Hierzu gehören u. a. *Sequoia sempervirens* («Redwood») der nordkalifornischen Küstenlandschaft. Sequoien waren im Tertiär auch bei uns verbreitet und spielten eine große Rolle bei der Bildung der Braunkohle. Der verwandte Mammutbaum *Sequoiadendron giganteum* aus der Sierra Nevada wird z. T. bis 3000 Jahre alt; seine Stämme erreichen eine Höhe von 100 m und einen Durchmesser von 8 m. Die 1944 in China als «lebendes Fossil» gefundene und seither viel kultivierte *Metasequoia glyptostroboides* war früher bereits aus Ablagerungen des Mesozoikums und Tertiärs bekannt. Ihre fiederartigen Kurztriebe fallen im Herbst ab, wie auch bei der Sumpfzypresse (*Taxodium distichum*), die in den Everglades von Florida ausgedehnte Sumpfwälder bildet.

4. *Familie:* **Cupressaceae.** Die z. T. schuppenförmigen Blätter sind gegenständig oder stehen zu dritt in Wirteln. Hierzu gehören u. a. die Zypresse *Cupressus sempervirens* des Mittelmeergebietes, die Gattungen *Chamaecyparis* und *Thuja* (Lebensbaum).

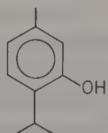
Fleischige Beerenzapfen hat der zweihäusige, einheimische Wacholder (*Juniperus communis*), Abb. 45. Hier werden die 3 reifenden Samen von den fleischig werdenden drei obersten Schuppenblättern allmählich ganz umhüllt. Beim Sadebaum (*J. sabina*) mit gegenständigen Schuppenblättern (Heimat: Südeuropa bis Zentralasien) werden die «Beerenzapfen» meist aus 6 Schuppen gebildet.

Abb. 45: *Juniperus communis.* A Sproß einer ♀ Pflanze mit ♀ Blüten (auch D, mit Bestäubungstropfen) sowie 1- bis 2-jährigen Beerenzapfen (auch E). B Sproß einer ♂ Pflanze mit ♂ Blüten (auch C). (A–B ca. ⅔ ×, C–E vergr.; A–B nach FIRBAS; C–E nach BERG u. SCHMIDT.)

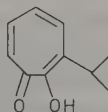
Im Gegensatz zu den Pinaceae werden vor allem ätherische Öle, weniger Balsame akkumuliert. Während die Öle der Nadeln verbreitet vorkommende Mono-, z. T. auch Sesquiterpene enthalten (Pinen, Camphen, Borneol), finden sich in den Holzölen aromatische Terpene, insbesondere Thymol und Carvacrol, durch deren Besitz sich die Cupressaceae von den übrigen Gymnospermen-Familien unterscheiden. Von weiteren familienspezifischen Inhaltsstoffen seien hier nur Tropolonderivate, wie z. B. die Thujaplicine, erwähnt.



Carvacrol



Thymol



α-Thujaplicin

Juniperus communis, der Wacholder, liefert auf Grund des Gehalts an ätherischem Öl diuretisch wirksame Drogen: Wacholderholz (ohne Exkretgänge!) und Wacholderbeeren («Beerenzapfen»), deren Bedeutung auch für die Herstellung von Genever bzw. Gin nicht unerwähnt bleiben soll.

Juniperus sabina enthält ein stark hautreizendes Öl; an der Giftwirkung der Pflanze sind auch Lignane (Podophyllotoxin) beteiligt.

C. Unterklasse: Taxidae

Bei den **Taxaceae** (15) fehlt die Produktion ätherischer Öle und Harze. Auch die schizogenen Exkretgänge fehlen bzw. treten nur nach Verwundung auf. Charakteristische Inhaltsstoffe sind stattdessen «Alkaloide» und cyanogene Verbindungen.

Taxus baccata, die einheimische Eibe enthält in allen Organen mit Ausnahme des roten, fleischigen Achsenbechers, der der Samenverbreitung durch Vögel dient, giftige, basische Substanzen. Dieses früher als «Taxin» bezeichnete Gemisch besteht aus Polyhydroxy-Diterpenen vom Taxantypus (= Taxicine), die mit β-Dimethylamino-β-phenylpropionsäure als basischem Bestandteil und/oder Essigsäure verestert sind. Die Verbindungen sind labil und können – soweit sie basischen Charakter besitzen – als Pseudoalkaloide bezeichnet werden.

Ihre wichtigste Komponente, das Alkaloid Taxol hemmt Mitose und Zellteilung und erzeugt vielkernige Riesenzellen in Testpflanzen (Algen). Im Gegensatz zu Colchicin führt es zur Festlegung des gesamten zellulären Tubulinvorrates dieser Pflanzen in überzähligen Mikrotubuli, so daß es zu erheblichen Störungen Mikrotubuli-abhängiger Prozesse kommt.

2. Unterabteilung. Cycadophytina (= Gymnospermae p. p.), fiederblättrige Nacktsamer

- Blätter groß, farn- oder palmartig gefiedert oder fiedernervig.
- Megasporophylle und Mikrosporophylle oft mit geteilten Abschnitten, mit zahlreichen Samenanlagen und Pollensackgruppen.

1. Klasse: Lyginopteridatae (= Pteridospermae), Samenfarne

Ausgestorbene, farnähnliche Wurzelgruppe der Cycadophytina (und Angiospermae?); noch ohne Blüten.

2. Klasse: Cycadatae

Palmenähnliche (aber gymnosperme!), kurzstämmige Bäume mit sekundärem Dickenwachstum. Heute nur noch mit 10 artenarmen Gattungen stark zerrissener, (sub-)tropischer Verbreitung: «lebende Fossilien» als Reste einer im Mesozoikum allgemein verbreiteten Pflanzensippe. Die Staubblätter (mit vielen Pollensäcken) und Fruchtblätter (mit 2 bis mehreren Samenanlagen) bilden, zweihäusig verteilt, zapfenartige Blüten (Abb. 46). Schizogene Exkretgänge sind wie bei den Coniferophytina vorhanden, enthalten jedoch an Stelle von Balsamen Schleim.

Aus dem stärkereichen Mark einiger Arten kann Sago gewonnen werden. Toxische Verbindungen, die für die Cycadeen sehr typische Inhaltsstoffe sind, müssen bei der Gewinnung sorgfältig ausgewaschen werden. Diese, auch in Samen vorkommenden Gifte sind pseudocyanogene Verbindungen, aus denen durch Laugeneinwirkung HCN abgespalten werden kann. Es handelt sich um Azoxyverbindungen in glykosidischer Bindung, deren unbeständige Aglyka hepatotoxische Wirkungen haben. Cycasin aus den Samen von *Cycas*-Arten ist z. B. das Glykosid eines Methylazoxymethanols, dem auch cancerogene Wirkungen zugeschrieben werden.

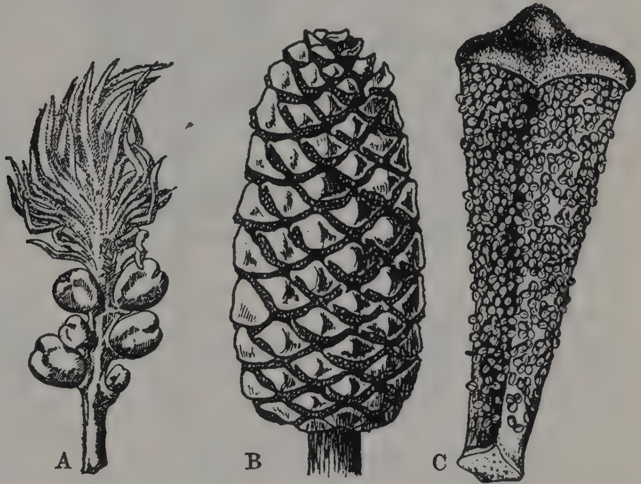
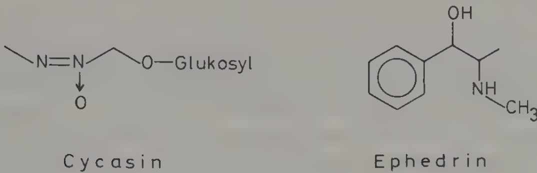


Abb. 46: Cycadales. A (♀) Megasporophyll von *Cycas revoluta* mit mehreren Samenanlagen. B ♂ Blüte von *Encephalartos altensteinii* (verkl.). C einzelnes Staubblatt von *Cycas circinalis* (ca. 2 ×). (A nach TROLL; B nach KARSTEN; C nach FIRBAS.)

3. Klasse: Bennettitatae

Aus dieser ausgestorbenen Sippe des Mesozoikums sind die Bennettitales bedeutungsvoll, weil sie erstmals echte, wohl von Insekten bestäubte Zwitterblüten hervorgebracht haben. Die Bennettitales waren aber im Konkurrenzkampf mit den Angiospermen offensichtlich unterlegen.



4. Klasse: Gnetatae

Nacktsamige Pflanzen mit stark reduzierten, z. T. zwittrig angelegten Blüten, in verschiedenen Merkmalen Anklänge an dicotyle Pflanzen zeigend. Auch in manchen chemischen Eigenschaften (C-Glycosylflavone, Gallussäure, syringylreiches Lignin [Tab. 2] u. a.) nähern sich die Gnetatae den Angiospermen. Die verwandtschaftlichen Zusammenhänge sind unklar. Nur drei isolierte Gattungen: *Welwitschia, Gnetum* und *Ephedra*.

Die Gattung *Ephedra* ist vor allem durch das Vorkommen des Protoalkaloids Ephedrin und verwandter Basen von medizinisch-pharmazeutischem Interesse. Der Alkaloidgehalt schwankt sehr stark, manche Arten sind auch alkaloidfrei. Die Droge ist heute nur noch von geringer Bedeutung, da Ephedrin inzwischen leicht synthetisch zugänglich ist.

Ephedrin ist ein Sympathomimeticum, das durch Freisetzung von Noradrenalin aus den sympathischen Nervenendigungen wirkt und als Broncholyticum sowie zur lokalen Gefäßverengung (Blutdrucksteigerung) verwendet werden kann. Die schwach zentralerregenden und stimulierenden Wirkungen sind beim Nor-Pseudoephedrin (vgl. Cathin, Celastraceae) noch deutlicher ausgeprägt.

Arznei- und Nutzpflanzen der Gymnospermen

Ginkgoaceae. *Ginkgo biloba* L. (Extr. aus den Blättern).
Araucariaceae. *Agathis*-Arten (Kopale).
Pinaceae. *Abies balsamea* (L.) Mill. (Kanadabalsam), *Larix*-Arten (Terpentine), *Picea abies* (L.) Karsten («Fichtennadelextrakt»), *Pinus*-Arten (Terpentine), *Pinus mugo agg.* («Latschenkiefernöl»: Oleum Pini Pumilionis).
Cupressaceae. *Juniperus communis* L. («Fructus», Lignum und Oleum Juniperi).
Ephedraceae. *Ephedra distachya* L., *E. nebrodensis* Tin., *E. sinica* Stapf u. a. (Herba Ephedrae; Ephedrin).

Literatur «Gymnospermae»

Agrawal, P. K. and R. P. Rastogi: Chemistry of the true cedars. Biochem. Systemat. and Ecol. 12: 133–144, 1984.
Chamberlain, C. J.: Gymnosperms. Structure and evolution, 1935, (Reprint 1966).
Gottlieb, O. R. and K. Kubitzki: Chemosystematics of the Gnetatae and the chemical evolution of seed plants. Planta med 50: 380–385, 1984.
Moretti, A., S. Sabato and G. Siniscalco Gigliano: Taxonomic significance of methylazoxymethanol glycosides in the Cycads. Phytochemistry 22: 115–117, 1983.
Sporne, K. R.: The morphology of Gymnosperms. London, 1965.

3. Unterabteilung: Magnoliophytina (= Angiospermae), Bedecktsamer

Bis auf den heutigen Tag ist es üblich, die Evolution der Angiospermen eng mit der Einbeziehung der Insekten in den Bestäubungsprozeß zu verknüpfen (wobei nicht verschwiegen werden soll, daß auch die ausgestorbenen gymnospermen Bennettitatae bereits einen ähnlichen Versuch unternahmen, die Samenanlagen zu schützen). Die Entstehung zwittriger Blüten, aber auch die Entwicklung zur Bedecktsamigkeit (Fruchtknoten als Schutz der zarten Samenanlagen vor eben den bestäubenden Insekten) kann dadurch verständlich werden. Zwittrigkeit, Tierbestäubung und Bedecktsamigkeit sind – neben doppelter Befruchtung – die wichtigsten Merkmale der reproduktiven Phase, die die Angiospermen neu erwarben. Nach neueren paläontologischen Befunden wären allerdings auch Ur-Angiospermen denkbar, die durch Windblütigkeit, unscheinbare und z. T. eingeschlechtige Blüten mit spiralig gestellten, balgartigen, unverwachsenen Einzelfrüchten an eine Kombination aus windblütigen Amentiferen und heutigen Magnoliiden erinnern.

Der Generationswechsel der Angiospermen zeichnet sich durch extreme Reduktion der haploiden Phase aus. Der Entwicklungsablauf im einzelnen geht aus Abb. 47 hervor.

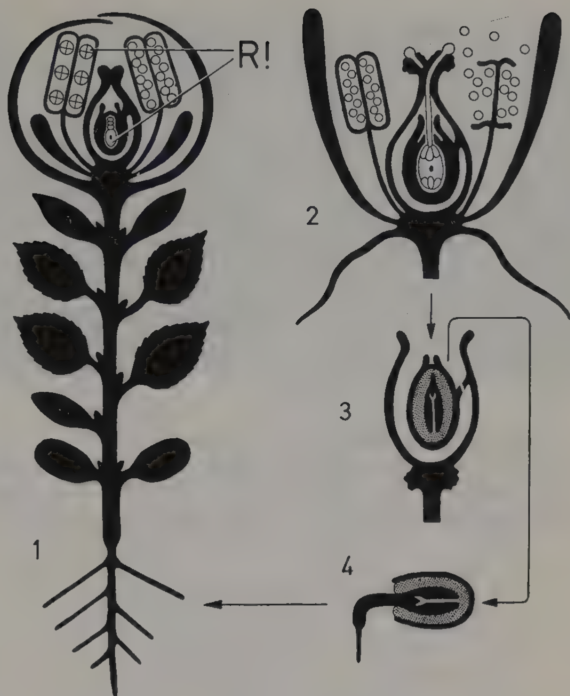
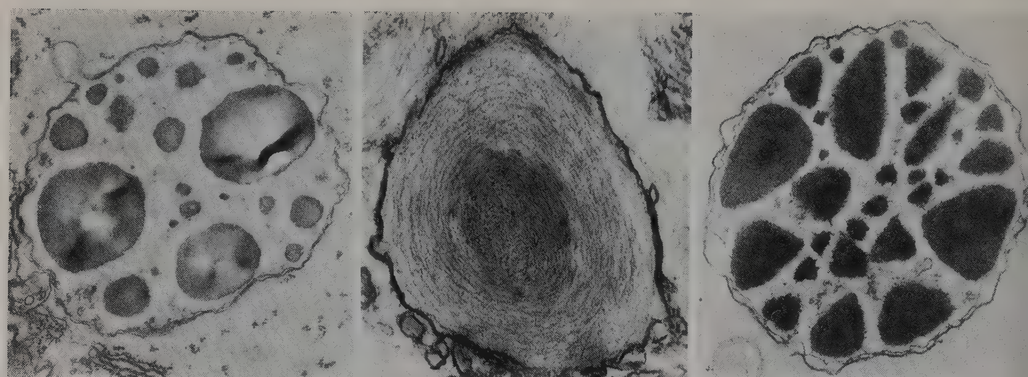


Abb. 47: Generationswechsel einer Angiosperme, schematisch. 1 Pflanze mit Blütenknospe; in der Samenanlage Embryosackmutterzelle, in den Pollensäcken Pollenkörner nach der Meiose. 2 Blüte mit ♂ Gametophyten (= Pollenkörnern) in Staubblättern und ♀ Gametophyten (= Embryosack) im Fruchtknoten; einer der zwei Pollenschläuche ist durch die Mikropyle der Samenanlage zur Eizelle des Embryosacks vorgedrungen. 3 Samen, bestehend aus Embryo, sekundärem Endosperm (triploid, punktiert) als Nährgewebe und Samenschale, sich von der Fruchtwand lösend. 4 Keimender Samen.

Die Angiospermen teilt man üblicherweise in zwei Klassen auf, und zwar in die zweikeimblättrigen Magnoliatae und in die einkeimblättrigen Liliatae. Wir schließen uns dieser Verfahrensweise an, obwohl aufgrund einiger Indizien eine solche Zweiteilung den natürlichen Verwandtschaftszusammenhängen nicht unbedingt gerecht werden muß (siehe Abb. 49).

Die wichtigsten morphologisch-anatomischen Unterscheidungsmerkmale zwischen beiden Klassen gehen aus der Abb. 50 hervor. Unter den Ultrastrukturmerkmalen haben sich unlängst die der Siebröhren-Plastiden als systematisch bedeutungsvoll herausgestellt: Bei den Magnoliatae findet man in der Regel den S (= Stärke) – Typ (bei Caryophyllales auch den echten P (= Protein) – Typ mit fädigen Proteineinschlüssen), bei den Liliatae hingegen Siebröhren-Plastiden vom P-Typ mit kritalloiden Proteineinschlüssen (Abb. 48).

In biochemischer Hinsicht fällt auf, daß die Angiospermen einen lebhaften Sekundärstoff-Metabolismus entwickelt haben (Abb. 49). Zwar war auf der Stufe der Gymnospermen der Shikimisäureweg schon voll entwickelt, aber erst durch die stufenweise Verkürzung des Shikimisäureweges und gleichzeitig eine beträchtliche Verbreiterung der enzymatischen Basis für das Oxidations-Reduktions-Potential der einzelnen Synthesestufen sind offensichtlich die für co-evolutive Prozesse entscheidenden Voraussetzungen geschaffen worden. Bei primitiven Angiospermengruppen entstand so die molekulare Diversität in den Substanzklassen der Lignine und Lignane, der Benzylisochinolin-Alkaloide, Betalaine, Anthranilsäure-abgeleiteten Alkaloide, der kondensierten Gerbstoffe wie der Gallo- und Ellagi-Tannine. Im weiteren Verlauf der Evolution der Angiospermen traten dann die Verbindungen des Acetatweges (Polyacetylene) und des



A B C

Abb. 48: Siebröhrenplastiden bei Angiospermen.
A S-Typ mit Stärkeeinschlüssen (*Nuphar,* Nymphaeaceae); B P-Typ mit fädigen Proteineinschlüssen (*Allenrolfea,* Chenopodiaceae); C P-Typ mit kristalloiden Proteineinschlüssen (*Gloriosa,* Colchicaceae). (A 20 000 ×, B und C 30 000 ×; nach BEHNKE.)

Lamiidae
Asteridae
Cornidae
Dilleniidae
Arecidae
Commelinidae
Hamamelididae
Rosidae
Caryophyllidae
Alismatidae
Zingiberidae
Liliidae
Magnoliidae

Benzylisochinolin-Alkaloide
Iridoide
Glukosinolate
Polyacetylene
Betalaine
UV-fluoreszierende Phenole in Zellwänden

Abb. 49: Synoptische Darstellung der Liliatae und der 6 Unterklassen der Dicotyledonen, die sich durch vorherrschende Sekundärstoffe kennzeichnen lassen. Die Schnittflächen sind den Artenzahlen proportional. Stammbaum-Entwurf: R. DAHLGREN, Original.

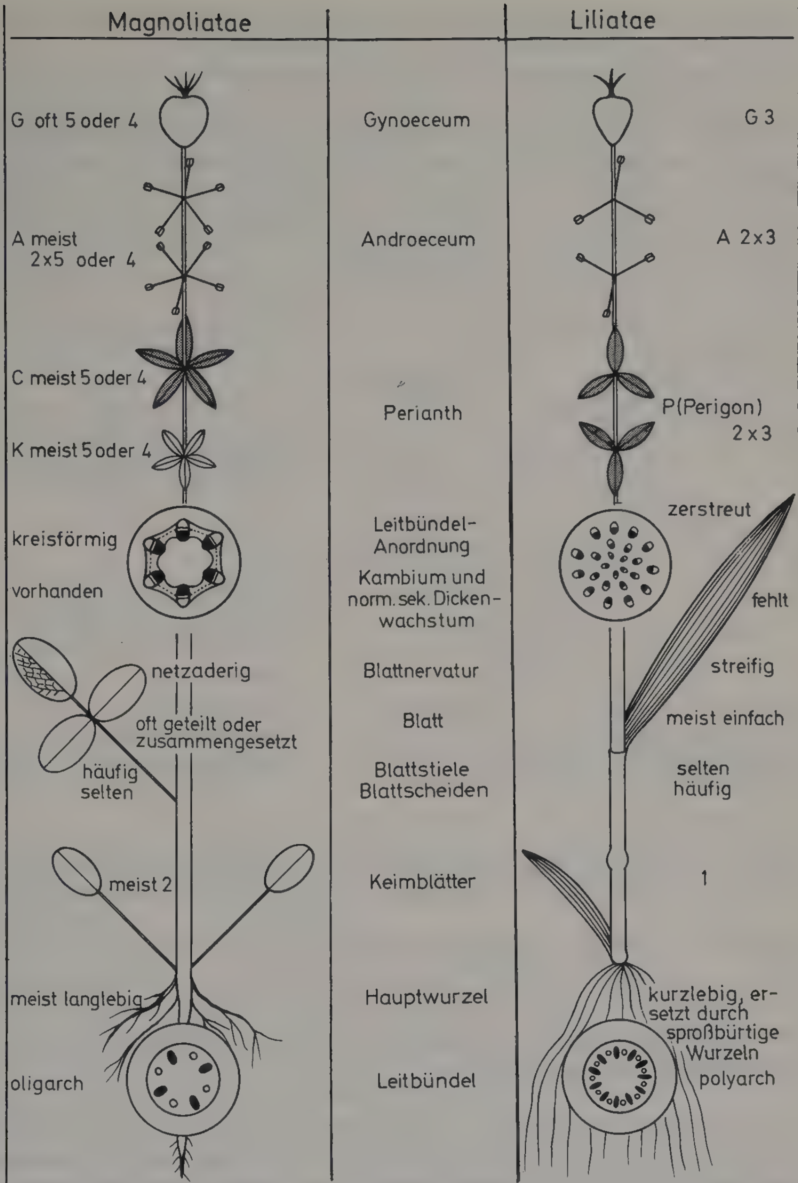


Abb. 50: Die wichtigsten morphologisch-anatomischen Unterscheidungsmerkmale zwischen Magnoliatae (Dicotyledonen) und Liliatae (Monocotyledonen).

vom Acetyl-CoA-abgeleiteten Mevalonsäureweges mit Iridoiden, Sesquiterpenlactonen, Saponinen und Steroidalkaloiden in den Vordergrund (Abb. 2).

Charakteristische Stoffgruppen sind der Tab. 3 zu entnehmen.

Tab. 3: Wichtige chemische Unterscheidungsmerkmale zwischen Magnoliatae und Liliatae.

Magnoliatae		**Liliatae**
verbreitet	Ellagsäure und Ellagitannine	fehlen
verbreitet; neben kondensierten auch hydrolysierbare Gerbstoffe	Gerbstoffe	wenig; vorwiegend kondensierte Gerbstoffe (keine «Gerbstoffpflanzen»)
verbreitet; in Einzelzellen, mehrzelligen Exkretbehältern, Drüsen etc.	ätherische Öle	wenig; falls vorkommend, dann in Einzelzellen (z. B. Zingiberaceae), die manchmal auch schlauchförmig gestreckt sein können (Poaceae)
z. T. häufig	Polyterpene (Kautschuk)	wenig
verbreitet	Alkaloide	insgesamt selten; nur bei einigen Sippen gehäuft (Amaryllidaceae, Orchidaceae, *Areca*)
häufig; fast immer Triterpensaponine (Steroidsaponine u. a. bei *Digitalis, Trigonella, Solanum*)	Saponine	verschiedentlich; fast immer Steroidsaponine (ein Triterpensapònin z. B. in *Avena*)
vielfach als Drusen	Calciumoxalat	meist als Raphiden
verschiedene Aminosäuren als Precursoren	Cyanogene Glykoside	Nur solche, die sich vom Tyrosin ableiten (Dhurrin, Taxiphyllin, Triglochinin)

1. Klasse: Magnoliatae (= Dicotyledoneae), zweikeimblättrige Bedecktsamer (ca. 170 000)

Die Zweikeimblättrigkeit, die sich ja bei adulten Pflanzen in der Regel nicht mehr feststellen läßt, ist mit einer Reihe von z. T. leicht erkennbaren Merkmalen gekoppelt, deren wichtigste in der Abb. 50 zusammengestellt sind. Netznervigkeit der Blattspreiten, kreisförmige Anordnung der Leitbündel im Stengel(querschnitt) und 5 (auch 4)-Zähligkeit der Blüten sind die bemerkenswertesten.

In chemischer Beziehung ist das verbreitete Vorkommen u. a. von ätherischen Ölen, Alkaloiden und Gerbstoffen zu beachten; als eine besonders spezifische Verbindung der dicotylen Pflanzen kann Ellagsäure gelten, auch wenn sie mehr oder weniger auf manche Unterklassen beschränkt ist. Saponine kommen fast immer als Triterpenglykoside vor, Calciumoxalat in verschiedenen Kristallformen, relativ selten als Raphiden.

Wir unterscheiden 8 Unterklassen, die größtenteils auch chemisch durch das schwer-

punktmäßige Vorkommen interessanter Substanzgruppen charakterisierbar sind; siehe Abb. 49.

Diese Unterklassen repräsentieren verschiedene **Entwicklungsstufen** und lassen sich in **Entwicklungsreihen** anordnen (Abb. 51). Mit der untersten Entwicklungsstufe, d. h. mit den Magnoliidae und Hamamelididae stellen wir diejenigen Unterklassen an den Anfang, die durch das Vorherrschen von Holzpflanzen charakterisiert sind und auch die ursprünglichsten Vertreter der frühen Angiospermen mit erfassen dürften. Das trifft insbesondere für die **Magnoliidae** zu, die, zumindest mit ihren nicht-krautartigen Vertretern, eine wenig plastische Entwicklungslinie mit ursprünglicher Merkmalskombination darstellen und heute zahlenmäßig nur noch von relativ geringer Bedeutung sind.

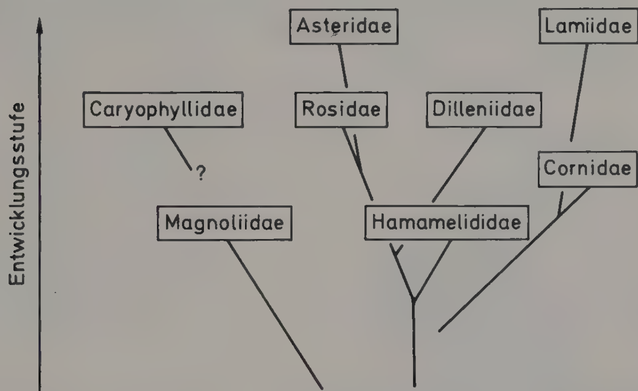


Abb. 51: Mutmaßliche phylogenetische Beziehungen zwischen den Unterklassen der Dicotyledonen.

Die **Hamamelididae** enthalten viele unserer einheimischen Laubbäume; mit ihren anemogamen, oft zu auffälligen Kätzchen angeordneten Blüten blühen sie oft schon im zeitigen Frühjahr.

Durch iridoidartige Stoffe ist die Unterklasse der **Cornidae** geprägt. Erst in jüngster Zeit wurde, insbesondere von DAHLGREN, auf diese Pflanzenfamilien aufmerksam gemacht, die bislang bei den Rosidae, Dilleniidae oder Asteridae eingeordnet waren.

Wir schließen uns hier der Auffassung DAHLGREN's an und gehen damit bewußt über die unlängst im STRASBURGER'schen Lehrbuch (32. Aufl.) bereits eingeleitete Abtrennung («Cornanae») hinaus in der Formulierung einer eigenen Unterklasse («Cornidae»).

Weder ursprüngliche noch auffällig viele abgeleitete Merkmale findet man auch bei den nächsten drei Unterklassen, den Rosidae, Dilleniidae und Caryophyllidae. Krautartige Vertreter überwiegen. Die **Caryophyllidae** repräsentieren eine in sich geschlossene Gruppe mit möglicherweise schon lange getrennter Entwicklung. Sie haben sich infolge starker Spezialisierung vielfach an Sonder- und Extremstandorte angepaßt (Wüsten, Meeresstrände, N-reiche Orte). Reichste Entfaltung aber gelang den **Rosidae** und **Dilleniidae.** Obwohl sich diese beiden Unterklassen nur schwerlich trennen lassen und nicht unbedingt natürliche Gruppierungen darstellen, behalten wir die praktische Einteilung bei, so lange keine klaren Alternativen gesetzt werden können.

Die **Lamiidae** und **Asteridae** schließlich fassen wir als zwei parallele, stärker abgeleitete Entwicklungsstufen auf.

Unterklasse: Magnoliidae* (= Polycarpicae)

Wir stellen die Magnoliidae an den Anfang der Besprechung der Angiospermen. Hier nämlich findet man eine auffällige Häufung von – auf die Angiospermen bezogen – ursprünglichen («primitiven») Merkmalen, also solchen, die man aufgrund von Merkmalsvergleichen zwischen heutigen Angiospermen und lebenden wie fossil bekannten Gymnospermen den ersten («Ur»-)Angiospermen zuschreiben würde; vgl. hierzu die Zusammenstellung S. 105.

Wenn demnach insbesondere eine spiralig aufgebaute Blüte einen ursprünglichen Merkmalszustand verkörpert, ist man geneigt, die Magnolienblüte als Prototyp anzusehen, bei der man wegen ihrer Größe die Zahl und Stellungsverhältnisse leicht studieren kann (Abb. 52). Kreidezeitliche Funde lehren indessen, daß die ursprünglichen Angiospermen eher kleine und unscheinbare Blüten hatten und Beziehungen zu getrenntgeschlechtigen und sogar windblütigen Hamamelidales-artigen Angiospermen angenommen werden müssen.

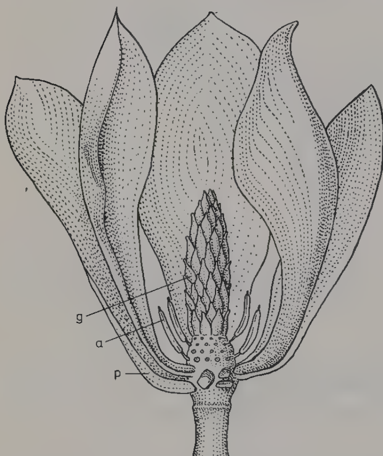


Abb. 52: *Magnolia* spec. Spiralig angeordnete und unverwachsene (p) Perianth-, (a) Staub- und (g) Fruchtblätter (vorne z. T. entfernt) an verlängerter Achse. (ca. ½ ×; nach Zimmermann.)

Es darf nicht übersehen werden, daß auch abgeleitete Merkmale vorkommen: Krautartige Pflanzen sind unter den Ranunculaceen und Papaveraceen die Regel. Sämtliche Blütenglieder (Perianth bzw. Kelch und Krone, Androeceum und Gynoeceum) können bereits in meist 3er- oder 5er-Wirteln angeordnet (z. B. bei *Aquilegia*) und ihre Zahl reduziert sein. In manchen Fällen sind die Blüten apetal (z. B. Piperales) und – sekundär –, mehr oder weniger windblütig geworden (manche *Thalictrum*-Arten). Coenokarpe Gynoeceen findet man u. a. bei den Papaveraceae, unterständige bei einigen Lauraceae und Aristolochiaceae; statt vielsamiger Balgfrüchte einsamige Nüßchen bei *Ranunculus* und vielen anderen Gattungen und Familien. Diese Liste ließe sich fortsetzen.

---

* Die Unterklasse Magnoliidae verstehen wir in der weiten Fassung wie bei Cronquist oder im Strasburger'schen Lehrbuch (31. Aufl.), d. h. einschließlich der «*Ranunculidae*», nicht aber in der engen Fassung von Takhtajan oder der 32. Auflage des Strasburger'schen Lehrbuchs.

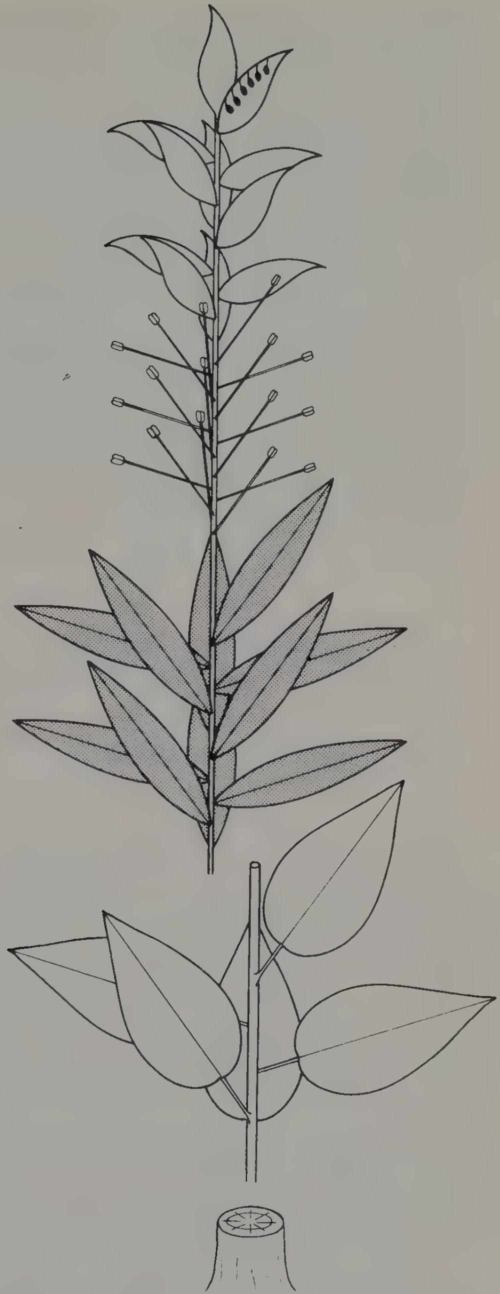
Vielsamige Balgfrüchte.

Fruchtknoten oberständig.
Samen mit kleinem Embryo.
Samenanlagen bitegmisch und crassinucellat.

Pollen anatrem monocolpat und binukleat.

Blüten groß, zwittrig, zoogam; Perianth-, Staub- und Fruchtblätter (zumindest noch teilweise) an verlängerter Achse in unbestimmter, größerer Zahl spiralig gestellt (Abb. 38). Einzelglieder nicht verwachsen. Das bedeutet für das Androeceum: primäre Polykarpie (vgl. den älteren Namen der Unterklasse!).

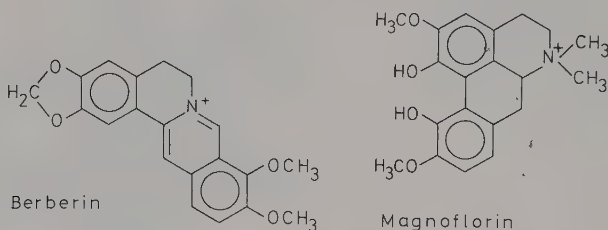
Immergrüne Holzpflanzen mit sekundärem Dickenwachstum (Magnolianae). Siebröhren noch ohne Geleitzellen: z. B. bei den Austrobaileyaceae.
Gefäße bei einigen Familien (z. B. Winteraceae) noch tracheidal; sonst Endwände steil gestellt mit leiterförmiger Perforation.



Bauplan einer hypothetischen Magnoliide mit «ursprünglicher Merkmalskombination»

Neben den auf S. 105 genannten ursprünglichen Merkmalen tragen auch sekundäre Pflanzenstoffe zur Kennzeichnung bei:

1. **Exkretzellen mit ätherischem Öl** (insbesondere für die Magnolianae bezeichnend; s. dort).
2. **Alkaloide** aus der Gruppe der Benzylisochinolinverbindungen, die in manchen Familien allerdings auch fehlen können oder dort in nur schlecht nachweisbaren Mengen vorkommen. Das gilt vor allem für die als besonders primitiv angesehenen Familien Winteraceae, Degeneriaceae, Himantandraceae und Austrobaileyaceae, aber auch z. B. für Myristicaceae und Piperaceae.
   Verschiedene Benzylisochinolinalkaloide sind wegen ihrer ausgeprägten pharmakologischen Wirkungen pharmazeutisch-medizinisch von Interesse. Dazu finden sich bei den einzelnen Familien entsprechende Angaben.
3. Unter den phenolischen Pflanzenstoffen fehlen die für die folgenden Unterklassen (vgl. S. 135) so bezeichnenden trihydroxylierten Verbindungen Ellagsäure, Myricetin und Prodelphinidin. Auch Gerbstoffe scheinen nur eine untergeordnete Rolle zu spielen (keine Gerbstoff-Drogen unter den Magnoliidae!).
4. Freie pentazyklische Triterpene, bezeichnender Bestandteil der Cuticularwachse vieler lederiger Blätter, fehlen oder liegen in unbedeutender Menge vor, obwohl gerade bei den Magnoliales und Laurales lederige Blätter nicht selten sind.



Die für die Magnoliidae charakteristischen Alkaloide sind biogenetisch Abkömmlinge der aromatischen Aminosäuren Phenylalanin, Tyrosin und Dihydroxyphenylalanin (DOPA), deren Synthese in der Pflanze über den Shikimisäureweg verläuft. Einfachere Derivate dieser Aminosäuren (biogene Amine oder «Protoalkaloide» wie Ephedrin, Mezcalin u. a.; Tetrahydroisochinolinverbindungen) kommen im Pflanzenreich nicht selten vor, manche komplizierten Moleküle letztlich gleichen Ursprungs (Colchicin, Amaryllidaceen-Alkaloide, *Ipecacuanha*- und *Erythrina*-Alkaloide) haben in anderen Gruppen ihre Verbreitungsschwerpunkte; die ganze Fülle der Benzylisochinolin – und davon ableitbarer Alkaloide aber findet man bei den Magnoliidae mit den Leitalkaloiden Magnoflorin und Berberin. Das gilt insbesondere für die Annonaceen und Magnoliaceen (Magnoliales), für die Lauraceen und Monimiaceen (Laurales), für die drei weiter unten genauer behandelten Familien der Ranunculales wie auch in besonders starkem Maße für die Papaverales. Bei den Wasserpflanzen (Nymphaeales, Nelumbonales) dagegen ist das Vorkommen dieser Stoffgruppe auf die Gattung *Nelumbo* (Nelumbonaceen) beschränkt; vgl. auch S. 122.

Zwar ist die Synthese der Benzylisochinolin-Alkaloide im Prinzip auch Pflanzengruppen außerhalb der Magnoliidae nicht verschlossen, beschränkt sich nach unserem heutigen Wissensstand aber auf Einzelvertreter von etwa einem Dutzend Familien. Lediglich einige Rutaceen-Gattungen vermögen ein ganzes Spektrum von Benzylisochinolin-Alkaloiden zu bilden, was von einigen Systematikern als analoge Merkmalsausbildung, von anderen als Ausdruck engerer Verwandtschaftsverhältnisse interpretiert wird.

Als Bestandteil der ätherischen Öle kommen sowohl Phenylpropan- wie Terpenkörper vor. Die gemeinsame Ablagerung beider Stoffgruppen verschiedener biosynthetischer Herkunft ist eine häufig zu beobachtende Erscheinung. Sowohl zwischen beiden Stoffgruppen wie zwischen Einzelstoffen einer Gruppe können je nach Organ, Alter, Biotop usw. ganz wesentliche qualitative und quantitative Verschiebungen festgestellt werden. Besonders interessant sind die genetisch fixierten unterschiedlichen Zusammensetzungen des ätherischen Öles bei infraspezifischen Sippen. Derartige «chemische Rassen» kennt man z. B. vom Campherbaum, *Cinnamomum camphora,* wo eine – nach den dominierenden Verbindungen benannte – Campher-, Cineol- und Linalool-Rasse existiert (vgl. auch S. 111). Auch von *Asarum europaeum,* der Haselwurz, deren Rhizon-Öl pauschal als asaronhaltig beschrieben wurde, sind heute mehrere «chemische Rassen» bekannt (siehe auch S. 114).

Manche typischen Monokotylenmerkmale wie z. B. die Dreizähligkeit der Blüte, zerstreute Anordnung der Leitbündel in der Sproßachse oder das Vorkommen von Einzelölzellen (Idioblasten) sind unter den Dikotyledonen fast ausschließlich auf Vertreter der Magnoliidae beschränkt. Dies begründet enge phylogenetische Zusammenhänge. Auf die weitere Diskussion zu diesen Merkmalsübereinstimmungen bei den Liliatae (S. 280) wird verwiesen.

Die Magnoliidae trennen wir in folgende Ordnungen auf:

1. Magnoliales 2. Laurales 3. Piperales 4. Aristolochiales	«Magnolianae»	• Holzpflanzen • (ätherisch-) Ölzellen vorhanden
5. Ranunculales 6. Papaverales	«Ranunculanae»	• Kräuter • (ätherisch-) Ölzellen fehlend
7. Nymphaeales, Wasserpflanzen		

1. Ordnung: Magnoliales

Die Magnoliales sind eine heterogene Gruppe von Familien, deren hohes phylogenetisches Alter sich in der Aufsplitterung in viele kleine, monotypische Familien mit disjunkter Verbreitung widerspiegelt. Sie sind besonders in den Tropen und Subtropen verbreitet, wobei einige Familien ganz auf die Inselwelt des SW-Pazifiks beschränkt sind. Es handelt sich um Holzpflanzen mit oft immergrünen, lederigen und ganzrandigen Blättern sowie einzeln oder in lockeren Blütenständen stehenden Blüten, deren Perianth manchmal noch nicht in Kelch und Krone differenziert ist. Die Bestäubung geschieht oft durch Fliegen oder Käfer.

Besonders isoliert stehen die zwei *Austrobaileya*-Arten (**Austrobaileyaceae**), Lianen NO-Australiens ohne Siebröhren-Geleitzellen, und *Degeneria vitiensis* (**Degeneriaceae**) der Fidschi-Inseln. Bei *Degeneria* ist das Staubblatt massiv flächig und nicht in Staubfaden, Staubbeutel und Konnektiv gegliedert, während die Fruchtblätter noch nicht voll geschlossen sind und keine abgegrenzte Narbe erkennen lassen.

Zu den **Magnoliaceae** (215) gehören großblütige, immer- bis sommergrüne Holzpflanzen, deren Vorkommen sich bis in die Kreidezeit zurückverfolgen läßt. Hauptverbreitungszentren heute sind Amerika und Ostasien (bis Australien). Die Gattungen *Magnolia* (Magnolie) und *Liriodendron* (Tulpenbaum) wuchsen im Tertiär auch in Europa; heute werden sie bei uns vielfach gepflanzt. Die immergrünen, z. T. eingeschlechtigen

Winteraceae (120) sind auf der Südhalbkugel disjunkt verbreitet. Das tracheenlose Holz und das primitive Lignin (geringere Anteile der Sinapylkomponente; s. Tab. 2) unterstreichen den ursprünglichen Charakter dieser Pflanzenfamilie.

Die **Schisandraceae** und **Illiciaceae** dagegen bilden Tracheen aus. Die Teilfrüchte der Illiciaceen stehen wirtelig, sind basal verwachsen und enthalten je eine Samenanlage. Aus dem Perikarp der Balgfrüchte von *Illicium verum* (Abb. 53; Heimat: China) wird das Sternanisöl destilliert. Trans-Anethol dominiert im gewonnenen Öl bis zu 90%, ähnlich wie beim ätherischen Öl von *Pimpinella anisum* (Apiaceae; dort aber nicht in Ölzellen lokalisiert; vgl. S. 186); im Gegensatz zum echten Anisöl kommen jedoch auch verschiedene Terpene, darunter 1,4-Cineol, vor, deren gaschromatographischer Nachweis zur Unterscheidung herangezogen werden kann. Als «Anisöl» wird im Handel überwiegend (das billigere) Sternanisöl angeboten.

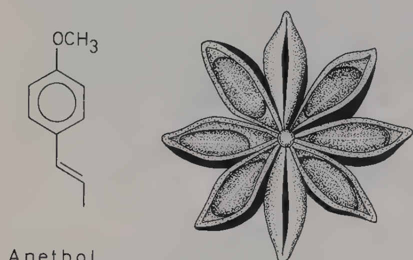


Abb. 53: Sammelfrucht von *Illicium verum* (ca. nat. Größe).

Von *Illicium anisatum* stammen die giftigen, dem Sternanis sehr ähnlichen Shikimifrüchte; sie enthalten als toxische Inhaltsstoffe die Sesquiterpendilactone Anisatin und Isoanisatin.

Die beiden folgenden Familien unterscheiden sich durch das Vorkommen von ruminiertem Endosperm und durch oft dreizählige Blüten; sie werden mitunter als eigene Ordnung (Annonales) abgetrennt. Die **Annonaceae** (2100) sind eine in den Tropen und Subtropen weit verbreitete Familie mit baum-, strauch- oder lianenartigen Vertretern. In den Tropen Amerikas und Afrikas werden *Annona*-Arten als Obstbäume kultiviert. Aus ihren stammbürtigen Blüten entstehen fleischige Sammelbeeren («Rahmapfel», «Cherimoya»), deren aromatisches Innere genießbar ist. Aus den wohlriechenden Blüten von *Cananga odorata* wird das in der Parfümerie geschätzte Ylang-Ylang-Öl destilliert.

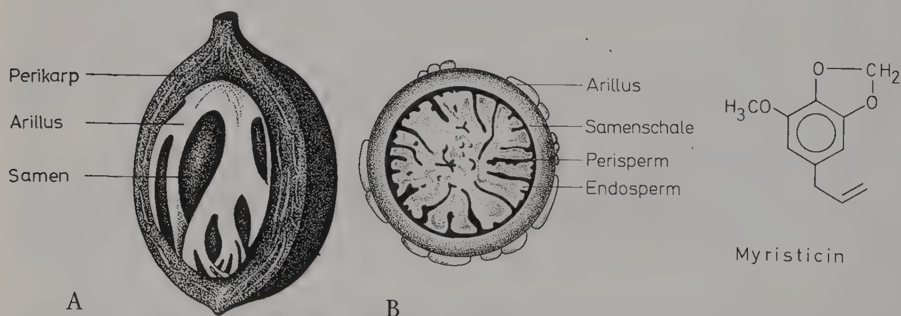


Abb. 54: *Myristica fragrans*, Muskatnuß. A aufgesprungene (Einblatt-) Beere mit dem Samen, der von dem unterbrochenen, roten Arillus («Macis») umhüllt wird; vordere Fruchthälfte entfernt (etw. verkl.). B Querschnitt durch den Samen mit dem von Perisperm (dunkel) durchfurchten (ruminierten) Endosperm (ca. 1 ×).

Zu den **Myristicaceae** (250) gehört der Muskatnußbaum *Myristica fragrans*. Er stammt von den Molukken und Banda-Inseln und wird heute vornehmlich im tropischen Ostasien angebaut. Er liefert als Gewürz den Samen (Muskat«nuß») und einen rotbraunen Samenmantel = Arillus («Macis»); vgl. Abb. 54. Das Endosperm ist durch Perispermfalten «ruminiert». Im ätherischen Öl des Gewürzes stellen Terpenkohlenwasserstoffe die Hauptkomponente, während die Phenylpropanderivate Myristicin, Elemicin und Safrol als Ursache der toxischen und rauscherzeugenden Wirkungen angesehen werden.

Arznei-, Gewürz- und Nutzpflanzen der Magnoliales

Annonaceae. *Annona cherimola* Mill. u. a. Arten (Cherimoya), *Cananga odorata* Hook. f. et Thoms. (Ylang-Ylang-Öl).

Illiciaceae. *Illicium verum* Hook. f. (Fructus Anisi stellati, Sternanisöl).

Myristicaceae. *Myristica fragrans* Hout. (Muskatnüsse; Macis = «Muskatblüte»; Oleum Myristicae aeth.; Oleum Nucistae = «Muskatbutter»;, d. h. aus den Samen gepreßtes fettes Öl).

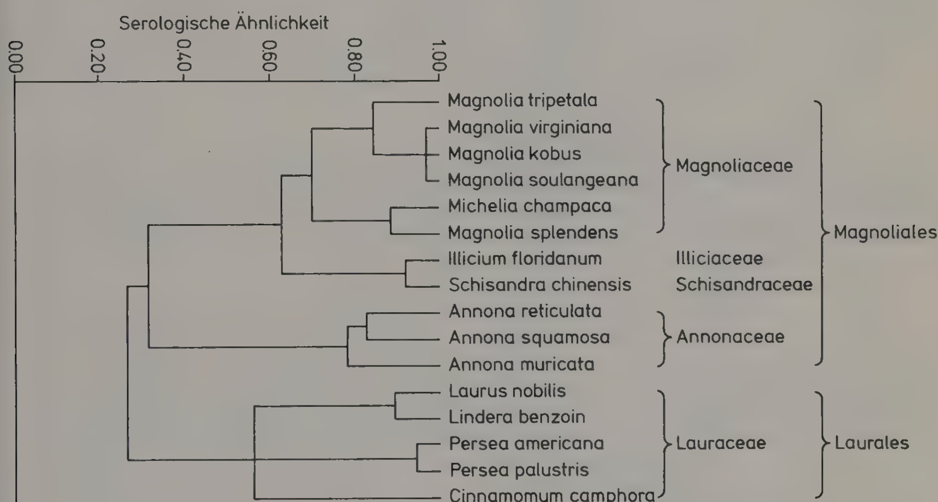


Abb. 55: Dendrogramm serologischer Ähnlichkeiten zwischen Samenproteinen von 16 Arten der Magnolianae. (Nach Fairbrothers & Petersen.)

2. Ordnung: Laurales

Im Gegensatz zu den Magnoliales besteht bei den Laurales die Tendenz, die Samenanlagen in Blütenbechern zu versenken. Die Antheren öffnen sich vielfach mit Klappen und haben an ihren Filamenten oft paarige Nektarien-Anhängsel. Die Pollenkörner sind häufig inaperturat. Die Fruchtknoten entwickeln nur eine Samenanlage, die zur Reife oft einen großen Embryo ohne Endosperm ausbildet. Die kleinen Blüten stehen meist in reichblütigen Infloreszenzen. Unterschiede zu den Magnoliales spiegeln sich auch in den serologisch nachweisbaren Strukturen der Reserveproteine wider (Abb. 55).

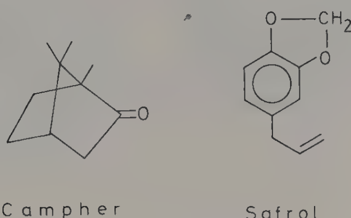
Vertreter der **Calycanthaceae** (9; Gewürzstrauchgewächse) werden gern als Ziersträucher gepflanzt. Unter den **Monimiaceae** (450) liefert *Peumus boldus* (Chile) als Droge die cholagog wirksamen Boldoblätter mit dem Aporphinalkaloid Boldin; ferner Ascaridol als Bestandteil des unangenehm riechenden ätherischen Öls. Die artenreiche Familie der **Lauraceae** (2250) hat tropisch-subtropische Verbreitung; der europäisch-mediterrane Lorbeer *Laurus nobilis* hat als einziger Vertreter der Lauraceen das Pleistocän in Europa überlebt. Die Blüten sind meist aus 3-zähligen Wirteln aufgebaut und lassen das ursprüngliche Merkmal einer schraubigen Anordnung der Blütenorgane vermissen. Aus dem pseudomonomeren Fruchtknoten entwickeln sich Beeren («Lorbeeren») oder Steinfrüchte.



Abb. 56: *Cinnamomum zeylanicum*, Zimtpflanze. A Blühender Zweig. B Blüte. C Staubblatt (mit aufgesprungenen Klappen). D Stück der Rindendroge. (A, D ca. ½ ×; B ca. 2,5 ×; C ca. 7,5 ×; A–C nach KÖHLER.)

Die Verwendung von Arznei- und Gewürzdrogen aus den Gattungen *Laurus, Cinnamomum* und *Sassafras* geht auf den Gehalt an charakteristischen ätherischen Ölen in Ölzellen (Idioblasten) zurück. Von *Laurus nobilis* stammen Lorbeerblätter und Lorbeerfrüchte mit cineolreichem ätherischen Öl. Das in der Veterinärmedizin als Eutersalbe verwendete Lorbeeröl wird durch Auspressen der Früchte gewonnen und ist eine Mischung aus fettem und ätherischem Öl.

Als Zimt kommen Rinden von Ästen und Wurzelschößlingen verschiedener *Cinnamomum*-Arten (Abb. 56) in den Handel. Hauptbestandteil des ätherischen Öles ist der Zimtaldehyd; Geschmacksnuancen gehen auf unterschiedliche Zusammensetzung des Gesamtöles an verschiedenen Phenylpropan- und Terpenkörpern zurück. Während in den Rindenölen der *Cinnamomum*-Arten Zimtaldehyd überwiegt, kommen in Blatt- oder Wurzelölen z. T. ganz andere Bestandteile vor (Eugenol, Campher). Zur Gewinnung von (natürlichem) Campher kann das Holz des Campherbaumes, C. *camphora*, herangezogen werden. Das ätherische Öl aus dem Wurzelholz eines anderen Lorbeergewächses, nämlich *Sassafras albidum* var. *molle*, zeichnet sich durch hohen Safrolgehalt (bis 80%) aus. Sassafrasöl und Safrol, früher vor allem in N-Amerika beliebte Aromatisierungsmittel, werden wegen potentieller carcinogener Wirkungen nicht mehr verwendet.



Von *Persea americana* stammen die Avocadobirnen, deren weiches, fettreiches Mesokarp gegessen wird. Das aus den Früchten gewonnene fette Öl («Avocadoöl») ist als Naturprodukt für die Herstellung von Kosmetika von Bedeutung. Es zeichnet sich durch einen hohen Anteil an Glycerololeat aus und ist vor allem wegen des Gehalts an Phytosterolen ein geschätzter Grundstoff.

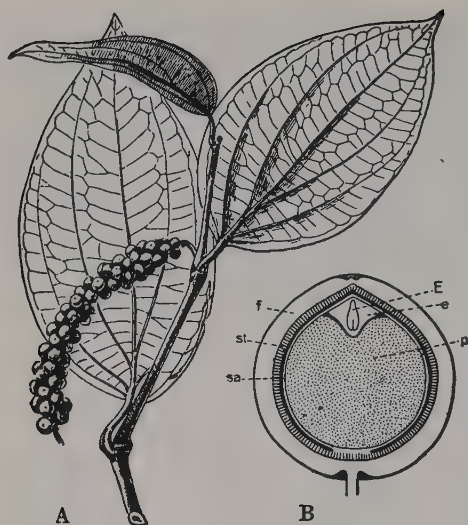
Arznei-, Gewürz- und Nutzpflanzen der Laurales.

Lauraceae. *Cinnamomum zeylanicum* Bl. (Ceylonzimt), *C. aromaticum* Nees. (= *C. cassia* Bl., chinesischer Zimt), *C. burmannii* Bl. (Padangzimt), *C. loureirii* Nees (Saigonzimt) u. a. Arten (Cortex Cinnamomi, Zimtrinde; Zimtöl), *Cinnamomum camphora* Nees et Eberm. (natürlicher Campher), *Laurus nobilis* L. (Folia, Fructus Lauri; Oleum Lauri), *Persea americana* Mill. (Avocado-Früchte, -öl), *Sassafras albidum* var. *molle* Fern. (Lignum Sassafras; Oleum Sassafras; Safrol).

Monimiaceae. *Peumus boldus* Baill. (Folia Boldo).

3. Ordnung: Piperales

mit der wichtigsten, tropischen Familie: **Piperaceae** (1400), den Pfeffergewächsen. Es sind oft Schlingpflanzen mit anomalem Sproßaufbau aufgrund des Vorkommens von zerstreut angeordneten Leitbündeln. Die perianthlosen, oft eingeschlechtigen Blüten sind in ähren- oder kolbenartigen Blütenständen zusammengefaßt. Aus dem einfächerigen, aus bis zu 5 miteinander verwachsenen Fruchtblättern gebildeten Fruchtknoten entstehen kleine, einsamige Steinfrüchte. Der kleine, aus einer atropen Samenanlage hervorgegangene Embryo ist zwar in Endosperm eingebettet, doch überwiegt als Nährgewebe das Perisperm bei weitem (Abb. 57 B). Es enthält viel kleinkörnige Stärke als Reservestoff. In allen Organen führen die Piperaceen ätherisch Öl- oder Harzzellen. Verschiedene *Piper*-Arten werden genutzt, einige der scharfschmeckenden Säureamide (Piperin und ähnliche Verbindungen) wegen als Gewürzpflanzen.



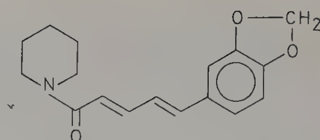


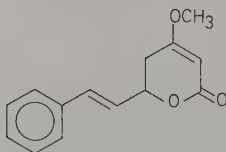
Abb. 57: Piperales, *Piper nigrum*.
A Sproß mit Fruchtstand. B Steinfrucht längs, mit fleischigem Mesokarp (f), holzigem Endokarp (st), Samenschale (sa), Embryo (E), Endosperm (e) und Perisperm (p). (A ⅓ ×; B 5 ×). (A nach KARSTEN; B nach BAILLON.)

Piper nigrum (Abb. 57), eine in den Tropen viel kultivierte, mit sproßbürtigen Haftwurzeln versehene Kletterpflanze (Heimat: SO-Asien) liefert das Pfeffergewürz: die unreif geernteten, beim Trocknen schwarz und runzelig gewordenen Früchte den schwarzen Pfeffer, die reifen, nach kurzem Fermentationsprozeß von den äußeren Perikarpschichten befreiten Früchte den weißen Pfeffer.

Piper cubeba, Kubebenpfeffer (Heimat Indonesien). Unreif getrocknete Früchte enthalten das Lignan Cubebin (karminrote Färbung mit 80%iger H_2SO_4).

Piper betle. Betel-Blätter sind ein wichtiger Bestandteil beim Betelkauen (vgl. S. 313).

Piper methysticum, der Rauschpfeffer. Die Rhizome liefern den berauschend sedativen «Kawa»-Trank Polynesiens. Als Inhaltsstoffe mit z. T. sedativen, analgetischen und muskelrelaxierenden Wirkungen sind α-Pyronderivate («Kawa-Laktone») gefunden worden. Von diesen wird das Kawain auch in sog. «Geriatrika» verwendet.



Kawain

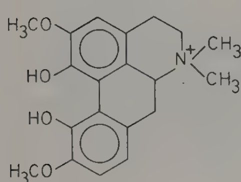
Arznei- und Gewürzpflanzen der Piperales.

Piperaceae. *Piper nigrum* L. (Fructus Piperis nigri et albi, Pfeffer), *P. cubeba* L. (Fructus Cubebae, Kubebenpfeffer), *P. methysticum* FORST. (Extr.; Kawain).

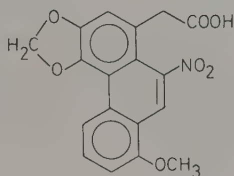
4. Ordnung: Aristolochiales

Einzige Familie: **Aristolochiaceae** (600). Wie für die Piperales dürften auch für die Aristolochiales die nächstverwandten Pflanzen unter den Magnoliales zu suchen sein. Die monotypische Gattung *Saruma* (*S. henryi*, China) mit freien Balgfrüchten wird als Bindeglied betrachtet. Andererseits wird neuerdings auch auf interessante Merkmalsbeziehungen zu den Dioscoreaceen unter den Liliatae hingewiesen.

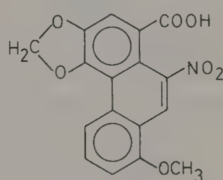
Alkaloide, insbesondere quartäre Aporphinbasen wie z. B. Magnoflorin sind in geringen Mengen zwar vorhanden, im wesentlichen aber – offenbar – durch die sogenannten **Aristolochiasäuren** ersetzt worden. Diese gelbgefärbten Phenanthrencarbonsäuren (mit einer bei biogenen Stoffen seltenen Nitrogruppe) entstehen aus Aporphinen durch Öffnung des stickstoffhaltigen Ringes und Oxidation des Stickstoffs zur Nitrogruppe; eine in *Aristolochia debilis* gefundene Verbindung («Debilsäure») ist als Zwischenstufe dieses Biogeneseweges aufzufassen. Die aus *Aristolochia clematitis* isolierte Aristolochiasäure I, in hoher Dosierung ein Kapillargift, vermag in kleinen Dosen die Phagozytoseaktivität von Leukozyten zu erhöhen und wurde daher einige Zeit therapeutisch genutzt («Steigerung körpereigener Abwehrkräfte»). Wegen carcinogener Wirkungen der Aristolochiasäure (die im Tierversuch allerdings erst bei hoher Dosierung sichtbar wurden) sind die zahlreichen aristolochiahaltigen Arzneimittel inzwischen wieder aus dem Verkehr gezogen worden.



Magnoflorin



Debilsäure



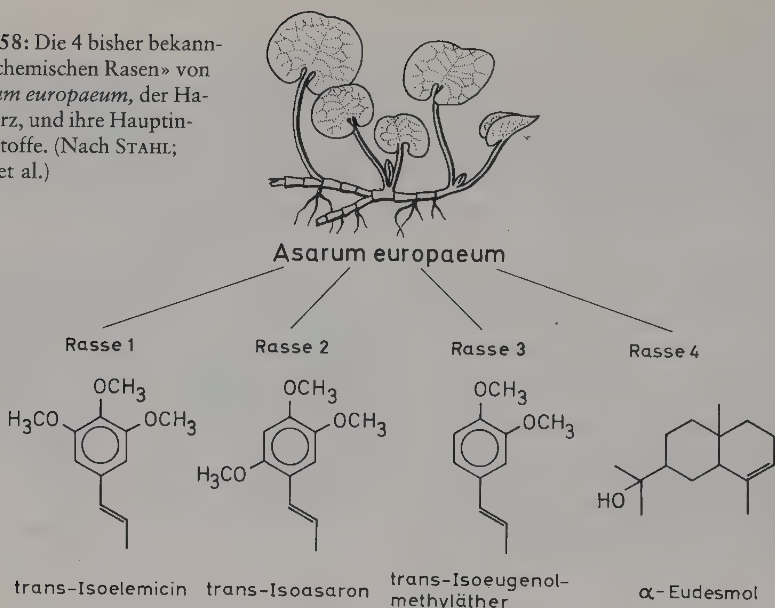
Aristolochiasäure I

Aus der schwerpunktmäßig in den Tropen und Subtropen verbreiteten Familie kommen bei uns vor: Die schon erwähnte mediterrane, hier und da verwilderte Osterluzei *Aristolochia clematitis*, deren Perianth sog. Gleitfallenblumen bildet, sowie die Haselwurz *Asarum europaeum* in Laubwäldern auf vorwiegend kalkreichen Böden. Das ätherische Öl der Haselwurzrhizome enthält neben Phenylpropankörpern auch Sesquiterpene. Man kennt heute drei «chemische Rassen» (Chemovarietäten) mit verschiedenen Hydroxyphenylpropankörpern als Hauptbestandteil des Öles sowie eine vierte, die durch Terpen- und Sesquiterpenalkohole mit Eudesmol als Hauptkomponente gekennzeichnet ist (Abb. 58). Extrakte mit hohem Gehalt an trans-Isoasaron und trans-Isoeugenolmethyläther werden neuerdings als Expektorans und Bronchospasmolytikum therapeutisch eingesetzt.

Arzneipflanzen der Aristolochiales

Aristolochiaceae. *Asarum europaeum* L. (Rhizoma Asari, Extr.), *Aristolochia clematitis* L. (Aristolochiasäure, Extr.).

Abb. 58: Die 4 bisher bekannten «chemischen Rasen» von *Asarum europaeum,* der Haselwurz, und ihre Hauptinhaltsstoffe. (Nach STAHL; JORK et al.)



Die folgenden zwei Ordnungen Ranunculales und Papaverales (« Ranunculanae») enthalten krautige oder holzige Pflanzen, die keine (ätherisch-)Ölzellen führen. Ursprüngliche Merkmale sind weit weniger zahlreich als bei den holzigen Magnoliales und Laurales.

5. Ordnung: Ranunculales

Die Ranunculales, so variabel sie auch in vielen (vor allem Blüten-)Merkmalen sind, lassen sich durch das Vorkommen von Honigblättern (Nektarblättern, nektarfertilen Petalen) am besten charakterisieren. Diese verschieden gestalteten staminodialen Bildungen demonstrieren sehr schön eine Entstehungsmöglichkeit der Blütenkrone, wie sie zumindest in dieser Ordnung durchweg gegeben sein dürfte (die Krone der Magnoliales scheint dagegen auf Hochblätter zurückzugehen). Jeder Schritt dieses Umwandlungsprozesses wird durch bestimmte Arten und Gattungen verdeutlicht: Abb. 59.

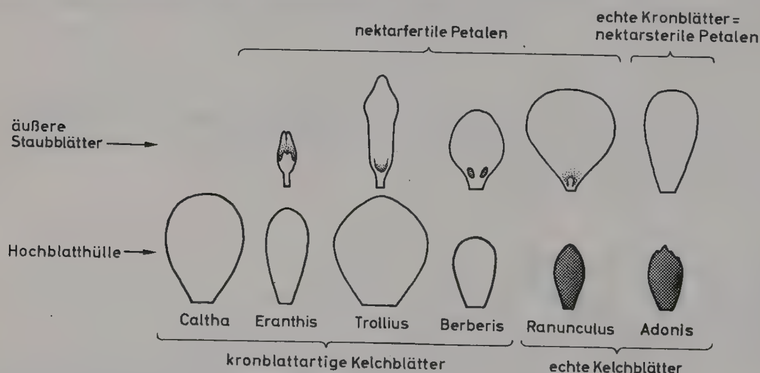


Abb. 59: Homologe Reihen der Hochblatthüll- und Nektarblätter bei Ranunculales, zur Ableitung der echten Kelch- (dunkel) und Kronblätter.

Die wichtigsten Familien sind Ranunculaceae, Berberidaceae und Menispermaceae.

1. *Familie:* **Ranunculaceae** (2000). Die Hahnenfußgewächse mit ihren auffällig, z. T. früh im Jahr blühenden Arten (Abb. 61), ihren Gift- und Heilpflanzen fanden seit jeher das besondere Interesse des Menschen. Sie haben ihre Hauptverbreitung in den nördlichen extratropischen Gebieten. Mit fast 100 Arten sind sie in unserer Flora die am stärksten vertretene Familie der Magnoliidae.

Es sind meist ausdauernde Stauden mit wechselständigen, nebenblattlosen und sehr oft handförmigen oder fiedrigen Blättern. Die meist großen Zwitterblüten sind in manchen ihrer Glieder noch gestaucht-spiralig angeordnet und nicht immer auf die Grundzahl 5 reduziert. Das Androeceum ist durchgehend polyandrisch. Im Perianth läßt

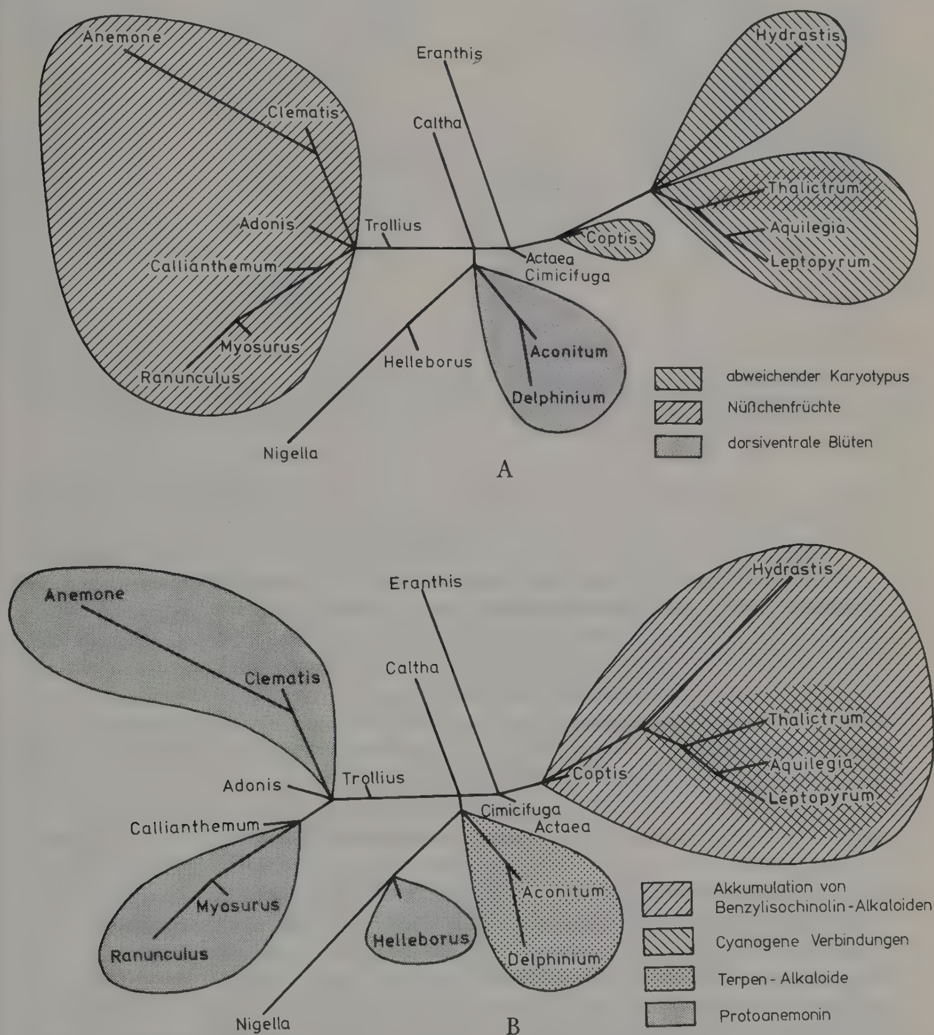


Abb. 60: Die Verteilung wichtiger nichtchemischer (A) und chemischer (B) Merkmale bei den Ranunculaceen, auf der Grundlage eines serologisch festgestellten Ähnlichkeitssystems.

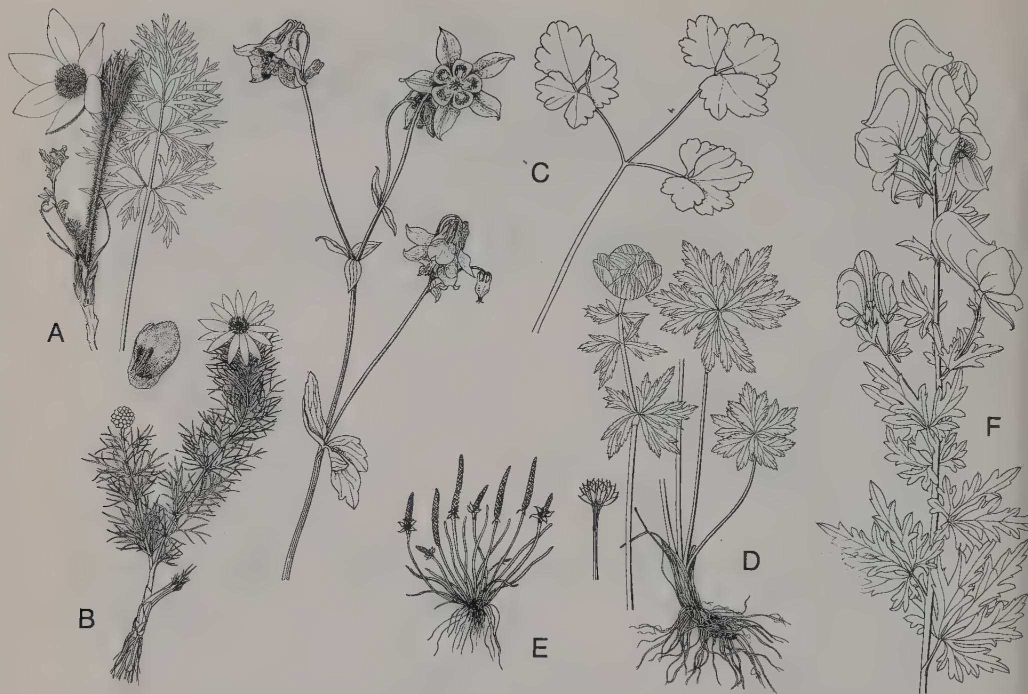


Abb. 61: Ranunculaceae: A *Pulsatilla* spec., B *Adonis vernalis,* C *Aquilegia vulgaris,* D *Trollius europaeus,* E *Myosurus minimus,* F *Aconitum napellus.* (Quelle: Hess, Landolt, Hirzel, Flora der Schweiz).

sich oft eine Differenzierung in eine grünliche oder auch lebhaft gefärbte, große Außenhülle (dem Kelch homolog) und innere, kleine nektarfertile Petalen erkennen. Diese Honigblätter können ganz unterschiedlich ausgeformt, in manchen Fällen sogar lang gespornt sein (Akelei, *Aquilegia*). Beim Hahnenfuß (*Ranunculus*) übernimmt das auffällige Petalum sogar die optische Anlockung der Insekten, während die ursprüngliche Außenhülle zum Kelch geworden ist. Nur ein kleines Schüppchen am Grunde des Kronblattes zeugt noch von der «staminodialen Vergangenheit». Die Gattung *Adonis* schließlich hat auch diese Schuppe verloren.

Über die Verwandtschaftszusammenhänge der Gattungen sind wir schon recht gut unterrichtet und können uns an Hand der Abbildung 60 eine Vorstellung von dem Vorkommen der wichtigsten Merkmale machen.

Die durch abweichende Chromosomenform und -größe herausfallenden Sippen [1. Tribus Hydrastideae: *Hydrastis,* 2. Tribus Thalictreae: *Leptopyrum, Aquilegia* (Akelei), *Thalictrum* (Wiesenraute), 3. Tribus Coptideae: *Coptis, Xanthorrhiza*] unterscheiden sich von den übrigen Ranunculaceen auch durch die Akkumulation von Benzylisochinolin-Alkaloiden (Berberin, Magnoflorin u. a.). Die Thalictreae besitzen darüber hinaus cyanogene Verbindungen.

Die restlichen Ranunculaceen teilen sich in zwei Gruppen auf: Die Triben Actaeeae mit *Actaea* (Christophskraut) und *Cimicifuga* sowie Caltheae mit *Aconitum* (Eisenhut), *Delphinium* (Rittersporn), *Helleborus* (Christrose), *Eranthis* (Winterling), *Nigella* (Schwarzkümmel) und *Caltha* (Sumpfdotterblume) haben ein oligomeres Gynoeceum (bei *Cimicifuga* und *Consolida* u. a. auf 1 Fruchtblatt reduziert), das sich zu vielsamigen



Abb. 62: Nüßchenfrüchtige Ranunculaceen. A *Ranunculus sceleratus,* Blüte (vergr.). B *Ranunculus acris*, Frucht aus vielen einsamigen und einblättrigen Nüßchen (ca. 2 ×). C *Ranunculus auricomus*, Teilfrüchtchen längs (10 ×). D *Anemone nemorosa,* Teilfrüchtchen längs, mit verkümmerten Samenanlagen (10 ×). E *Helleborus niger*, Christrose. Blüte mit Ho Honigblättern, Frucht mit aufgesprungenen Einzelfrüchten (Balgfrüchten) und Blatt (ca. ½ ×, Blatt stärker verkleinert) (A nach Baillon; B nach Troll; C nach Firbas; D nach Rasner; E nach Hegi.)

Balgfrüchten (Abb. 62 E) entwickelt; die Honigblätter sind mannigfaltig, aber nie ausgesprochen kronblattartig. Über die Gattung *Trollius* (Trollblume) mit echt polykarpem Gynoeceum sind diejenigen Gattungen verbunden, deren meist polykarpe Gynoeceen sich zu Sammel-Nüßchenfrüchten entwickeln (Abb. 62). Bei einigen, z. B. *Anemone nemorosa* (Buschwindröschen), sind noch verkümmerte Samenanlagen der ursprünglich vielsamigen Einzelfrucht zu erkennen. Viele dieser nüßchenfrüchtigen Gattungen sind durch den Scharfstoff Protoanemonin, dem Lacton einer γ-Hydroxyvinyl-Acrylsäure ausgezeichnet, der aus labilen Vorstufen (z. B. aus dem Glukosid Ranunculin?) entsteht und beim Trocknen in das inaktive, dimere Anemonin übergeht: Tribus Ranunculeae mit *Myosurus* und *Ranunculus* (Hahnenfuß) sowie Tribus Anemoneae mit *Clematis* (Waldrebe), *Anemone* und *Pulsatilla.* Außerhalb der Ranunculaceae kommt Protoanemonin nicht vor.

Das Perikarp der Balgfrüchte ist z. B. bei *Actaea spicata* fleischig geworden (Balgbeere). *Nigella*-Arten haben ein teilweise synkarpes Gynoeceum entwickelt (Kapseln). Einige Ranunculaceae sind einjährig (z. B. *Ranunculus arvensis, Adonis flammea, Consolida ajacis, Myosurus minimus*), die Gattung *Clematis* (Waldrebe) repräsentiert ausdauernde Holzpflanzen. *Aconitum* (Eisenhut), *Consolida* und *Delphinium* (Rittersporn) haben dorsiventrale Blüten und sind wegen des Vorkommens stark wirkender Esteralkaloide – biogenetisch gesehen Diterpenabkömmlinge – allgemein bekannte Giftpflanzen. Das gilt vor allem für den Eisenhut, dessen Hauptinhaltsstoff, das Aconi-

tin, früher als schmerzlinderndes Mittel bei Neuralgien gebräuchlich war, wegen der starken Toxizität in der Heilkunde jedoch kaum mehr verwendet wird.

Bemerkenswert für die Familie ist die alternative Akkumulation von Giftstoffen, nämlich von Protoanemonin, Diterpen-Alkaloiden oder Isochinolin-Alkaloiden. Die nicht betroffenen Gattungen führen zumindest Magnoflorin; nur *Eranthis, Actaea* und *Cimicifuga* scheinen «ungiftig» zu sein. Es ist möglich, daß sich aus ursprünglich giftfreien Ur-Ranunculaceen (ähnlich *Actaea, Cimicifuga?*) solche entwickelten, die durch die Akkumulation oder zumindest das Vorkommen einer der genannten «Kampfstoffe» besonders gut gerüstet waren.

Herzwirksame Glykoside enthalten *Adonis vernalis* (Cardenolide) und *Helleborus*-Arten (Bufadienolide).

2. *Familie:* **Berberidaceae** (650), Berberitzengewächse. Die Familie ist in den gemäßigten Zonen der Nordhemisphäre, besonders Nordamerikas und Asiens zu Hause. Sie ist gekennzeichnet durch:

- Sträucher neben Kräutern (Stauden)
- 3-(oder 2-)zählige Blüten (vgl. monocotyle Pflanzen, einige Papaveraceae)
- Gynoeceum monomer
- die Antheren öffnen sich öfters mit Klappen (z. B. *Berberis*).

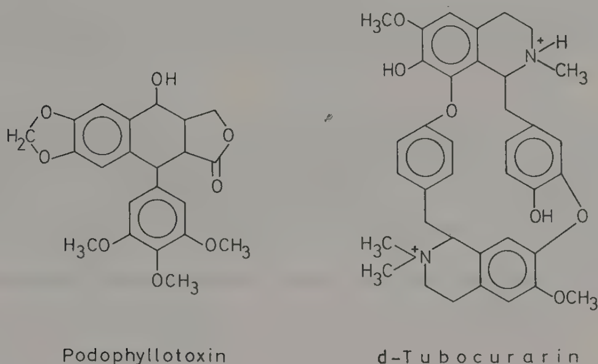
Die einheimische Berberitze (*Berberis vulgaris*, Abb. 63 A) ist ein durch seine Blattdornen, seine reizbaren Filamente und als Zwischenwirt des Getreiderostes bekannter Strauch wärmeliebender Gebüsche. Auffällig ist die Gelbfärbung von Rinden- und Holzzellen und die Fluoreszenz unter UV-Licht infolge der Einlagerung des Alkaloids Berberin in die Zellwände. Die der Berberitze nah verwandte Mahonie (*Mahonia aquifolium*) aus den Wäldern des pazifischen Nordamerika ist bei uns ein beliebter Zierstrauch.





Abb. 63: A Blütenzweig von *Berberis vulgaris* (Berberitze). B Blütensproß und Rhizom von *Podophyllum peltatum*. Ca. ⅓ nat. Größe.

Der Unterfamilie Podophylloideae (*Podophyllum; Abb. 63 B; Diphylleia*) fehlen gegenüber den übrigen Gattungen (Unterfamilie Berberidoideae) offenbar jegliche Alkaloide; sie führt demgegenüber aber pharmazeutisch interessante Lignan-β-Glykoside: Podophyllotoxinglykoside und verwandte Verbindungen (Peltatine). Während der harzartige Extrakt aus dem Rhizom von *Podophyllum peltatum* früher als drastisches Laxans gebräuchlich war («Podophyllin»), werden die wasserlöslichen, z. T. chemisch abgewandelten Podophyllotoxinglykoside wegen ihrer antimitotischen Wirkungen als Cytostatica eingesetzt.



Podophyllotoxin d-Tubocurarin

3. *Familie:* **Menispermaceae** (425). Vielfach tropische, diözische Lianen, die durch anomales Dickenwachstum (extrafaszikuläre Kambiumringe) gekennzeichnet sind; Blüten ohne Honigblätter, die Samen meist mit großen Embryonen.

Die meisten Menispermaceen sind stark bitter aufgrund des Vorkommens von N-freien, sesquiterpenoiden oder diterpenoiden Bitterstoffen. Eine Bitterstoffdroge stellen die Wurzeln von *Jatrorrhiza palmata* dar, während das bitter schmeckende Pikrotoxin der «Kokkelskörner» von *Anamirta cocculus* zugleich ein Krampfgift ist. Allen diesen Bitterstoffen sind – wie auch sonst häufig – Lactongruppierungen gemeinsam.

Auch in dieser Familie sind Benzylisochinolin-Alkaloide verbreitet, insbesondere vom Berberin- und Bis-Benzylisochinolin-Typ. Die spezifisch muskellähmende Wirkung der aus verschiedenen Vertretern der Familie gewonnenen Pfeilgifte südamerikanischer Indianer («Tubo-Curare»; vgl. auch Loganiaceae) dürfte auf derartigen Alkaloiden beruhen; man kennt sie jedenfalls vom d-Tubocurarin, das aus *Chondodendron tomentosum* isoliert wurde. Dieses Alkaloid spielt heute in der Anästhesiologie zwar keine große Rolle mehr, hat aber zur Synthese strukturanaloger Pharmaka (beide vierbindige N-Atome ca. 14 Å voneinander entfernt und durch Molekülbrücken von je 10 Atomen verbunden) geführt, die in gleicher Weise wie das d-Tubocurarin die neuromuskuläre Erregungsübertragung hemmen.

Arznei- und Gewürzpflanzen der Ranunculales

Ranunculaceae. *Aconitum napellus* L. (Aconitin), *Adonis vernalis* L. (Herba Adonidis), *Helleborus*-Arten (Hellebrin), *Hydrastis canadensis* L. (Rhizoma Hydrastis), *Nigella sativa* L. (Schwarzkümmel).

Berberidaceae. *Podophyllum*-Arten (Podophyllin; Podophyllotoxinglykoside).

Menispermaceae. *Chondodendron*-Arten (Tubocurarinchlorid), *Jatrorrhiza palmata* Miers. (Radix Colombo).

6. Ordnung: Papaverales

mit der wichtigsten Familie der **Papaveraceae** (700), den Mohngewächsen.

Der mannigfaltige Bau der Blüten bei den Ranunculales ist bei den ganz überwiegend krautigen Papaverales auf den recht einheitlichen Typus einer weitgehenden 2-(3-) Gliedrigkeit reduziert worden (Abb. 64). Ursprüngliche Merkmale sind nur noch in kleiner Zahl vorhanden. So findet man Anklänge an primitiver gebaute Vorfahren in der «primären» Polyandrie der Papaveraceen, während die Fumariaceae, aber auch die Gattung *Hypecoum* bereits dimere Staubblattwirtel entwickelt haben. Bei der Gattung *Papaver*, dem Mohn, ist das Gynoeceum vielblättrig. Die Karpelle sind ausnahmslos zu einem coenocarpen Fruchtknoten mit parietaler Plazentation verwachsen und bilden eine vielsamige Kapsel. Bei der Gattung *Platystemon* trennen sich die Kapelle sekundär bei der reifen Frucht.

Chemisch sind die Papaveraceae als bedeutende alkaloidführende Familie charakterisiert, die ihre Alkaloide in gegliederten Milchsaftschläuchen akkumuliert. Das Protopin kann als «Leitalkaloid» dieser an Benzylisochinolin-Abkömmlingen reichen Sippe aufgefaßt werden. Eine Verwandtschaft mit den Brassicaceae (= Cruciferae), mit denen sie früher in der Ordnung der «Rhoeadales» vereinigt wurden, besteht nicht (vgl. dazu auch S. 212).

Die wichtigste Nutzpflanze unter den Papaveraceae, *Papaver somniferum* (Abb. 64), ist bereits seit dem Neolithikum als Öllieferant angebaut worden (Samen mit ölreichem Nährgewebe). Sie stammt vermutlich von dem mediterranen *P. setigerum* ab. Erst später (sicher belegt ab 7. Jahrh. v. Chr.) wurde, offenbar von ägyptischen Ärzten, die schmerzstillende Wirkung des Mohns entdeckt. Sie ist dem Morphin zuzuschreiben, dem Hauptalkaloid des Opiums. Neben Morphin finden sich im Opium, dem eingetrockne-

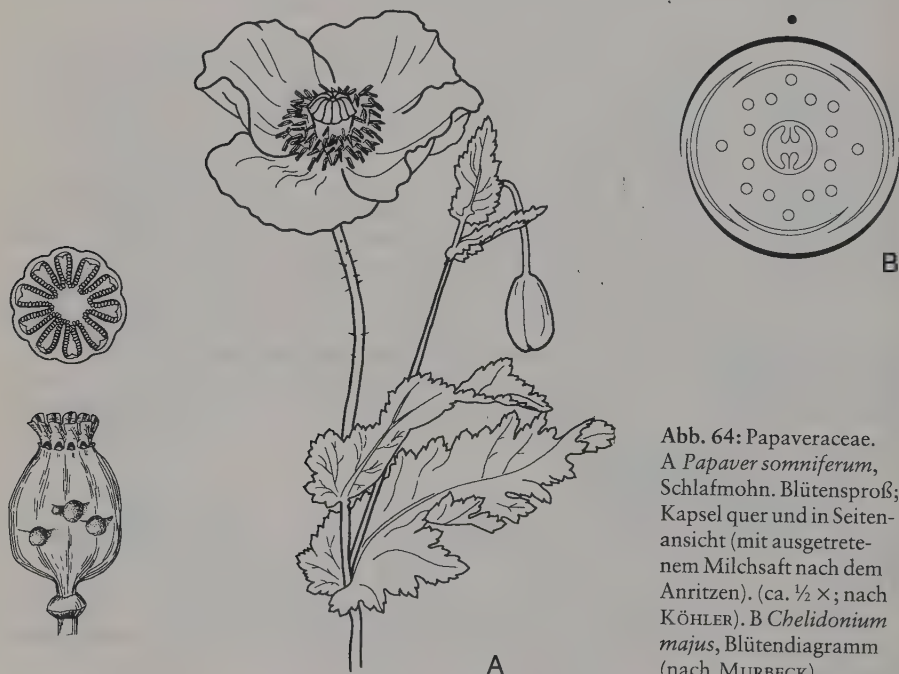
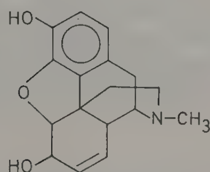


Abb. 64: Papaveraceae. A *Papaver somniferum*, Schlafmohn. Blütensproß; Kapsel quer und in Seitenansicht (mit ausgetretenem Milchsaft nach dem Anritzen). (ca. ½ ×; nach KÖHLER). B *Chelidonium majus*, Blütendiagramm (nach MURBECK).

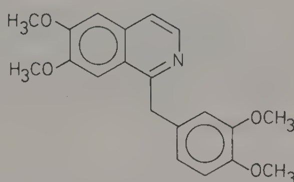
ten Milchsaft unreifer Mohnkapseln, eine ganze Reihe weiterer (vorwiegend Benzyl-) Isochinolinalkaloide, die an Mekonsäure und verschiedene andere Säuren gebunden sind. Der Gesamtalkaloidgehalt des Rohopiums beträgt 20–30%, der Morphingehalt des Handelsopiums circa 12%, während das pharmazeutisch gebräuchliche Opiumpulver auf einen Morphingehalt von 10% eingestellt ist.

Therapeutisch genutzt werden als Reinalkaloide außer dem zentral wirkenden Analgeticum Morphin vor allem Codein (mit hustenreizdämpfender Wirkung), Papaverin (spasmolytisch wirksam mit peripherem Angriffspunkt durch Lähmung der glatten Muskulatur) und z. T. auch Narcotin (analgetische, hustenreizdämpfende Wirkung). Die verschiedenartigen pharmakologischen Wirkungen der Opiumalkaloide setzen sich synergistisch und antagonistisch zur spezifischen Wirkung des Opiums zusammen, wobei die euphorisierende Wirkung dem Morphin zuzuschreiben ist.

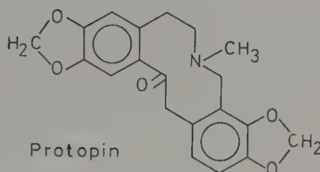
Um die mißbräuchliche Verwendung von Opium (und Derivaten der Opiumalkaloide wie z. B. Heroin) als Rauschgift zu verhindern, soll in den Anbauländern – Indien, Türkei u. a. – der Anbau unter streng kontrollierten Bedingungen erfolgen. Dabei kann auch auf die eigentliche Opiumgewinnung verzichtet und zur Gewinnung der Reinalkaloide «Mohnstroh» direkt extrahiert werden. Benötigt wird für medizinische Zwecke vor allem Codein, das relativ leicht partialsynthetisch aus Thebain hergestellt werden kann. In diesem Zusammenhang war die Auffindung einer vornehmlich Thebain führenden Chemovariante von *Papaver bracteatum* von besonderem Interesse. Ob eine kommerzielle Nutzung von *P. bracteatum* zur Codeinherstellung möglich sein wird, bleibt abzuwarten.



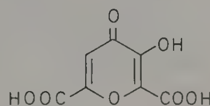
Morphin



Papaverin



Protopin



Mekonsäure

Der Milchsaft aller übrigen Papaveraceae ist ebenfalls alkaloidreich. Neben Alkaloiden vom Protopin- und Protoberberintyp enthält z. B. das einheimische Schöllkraut, *Chelidonium majus,* vor allem die den Milchsaft rötlich-orange färbenden Benzophenanthridin-Alkaloide mit örtlich reizenden (Chelerythrin, Sanguinarin) oder spasmolytischen, analgetischen und cytostatischen Wirkungen (Chelidonin). Anstelle der Mekonsäure findet sich hier die verwandte Chelidonsäure, die als phytochemisches Merkmal mancher Liliatae-Sippen, aber auch der Lobeliaceae von Interesse ist (s. S. 282 und 192).

Auch bei den **Fumariaceae** sind Alkaloide in schlauchförmigen Idioblasten verbreitet. Charakteristisch ist das Vorkommen von Aporphinabkömmlingen wie dem Bulbocapnin des Lerchensporns. Auch in dieser Familie findet man einheimische Arten: In Wäldern die der Gattung *Corydalis,* Lerchensporn; als Ackerunkräuter die *Fumaria*-Arten (Erdrauch), beide mit transversal-zygomor-

phen Blüten. *Fumaria officinalis* ist neuerdings als Arzneipflanze wieder von Interesse, da Extrakte der Pflanze als «Amphocholereticum» empfohlen werden.

Disymmetrische Blüten finden wir bei der als Zierpflanze bekannten *Dicentra spectabilis* («Tränendes Herz»).

Arznei- und Nutzpflanzen der Papaverales

Papaveraceae. *Chelidonium majus* L. (Herba Chelidonii, Extr.), *Papaver somniferum* L. (Opium, Opium titratum, Extraktum Opii, Tinctura Opii, Opiumalkaloide).

Fumariaceae. *Fumaria officinalis* L. (Herba Fumariae, Extr.).

7. Ordnung: Nymphaeales (einschl. Nelumbonales)

Vermutlich heterogene Gruppe von primitiven Wasserpflanzen, die nicht alle eng miteinander verwandt sind: Die für die Magnoliidae charakteristischen Benzylisochinolin-Alkaloide sind bisher nur für die Nelumbonaceae (einzige Familie der Nelumbonales, hierzu die Indische Lotosblume *Nelumbo nucifera*) nachgewiesen worden. Die Alkaloide der Nymphaeaceae (ca. 50) sind dagegen von ganz anderer Struktur (Sesquiterpen-Alkaloide). Da die Nymphaeaceae außerdem die für die Unterklasse der Magnoliidae so untypischen Gallo- und Ellagitannine führen, wird eine Überführung dieser Familie (nicht aber der Nelumbonaceae, die sich auch serologisch von den Nymphaeaceen unterscheiden) in die Unterklasse der Rosidae diskutiert.

Der primitive Charakter fast aller Familien manifestiert sich in monoaperturaten Pollenkörnern, laminaler Plazentation und fehlenden Tracheen. Das Fehlen der Tracheen (falls bei Stammformen vorhanden gewesen und dann ausschließlich im sekundären Xylem gebildet) kann auch ein abgeleitetes Merkmal sein und mit dem Kambiumverlust in Verbindung stehen, der infolge Anpassung an einen besonderen Lebensraum (Wasser) eingetreten ist.

Einheimische Vertreter gibt es in folgenden Familien:

Nymphaeaceae (80). *Nymphaea alba*, die weiße Seerose, und *Nuphar lutea*, die gelbe Teichrose, haben noch eine große, unbestimmte Zahl von Perianth-, Staub- bzw. Fruchtblättern in teilweise spiraliger Anordnung. Die weißen Kronblätter der Seerose wie auch die kleinen, inneren, mit einem Drüsengewebe ausgestatteten Petalen der Teichrose sind durch alle Übergänge mit den Staubblättern verbunden, was als Beleg für die Blattnatur der Stamina gelten kann. Die Fruchtblätter beider Gattungen sind von einem Gewebemantel der Blütenachse umhüllt und dadurch scheinbar verwachsen. – Erwähnt sei ferner die bekannte südamerikanische *Victoria amazonica* (*V. regia*).

Ceratophyllaceae (6) mit der einzigen Gattung *Ceratophyllum*, dem Hornblatt. Untergetaucht lebende, wurzellose Wasserpflanzen.

Literatur Magnoliidae

Bhandari, N. N.: Embryology of the Magnoliales and comments on their relationships. J. Arnold Arbor. 52: 1–39; 285–304, 1971.

Behnke, H.-D.: Sieve-tube plastids of Magnoliidae and Ranunculidae in relation to systematics. Taxon 20: 723–730, 1971.

Biering, W. E., I. Bungert-Hansen und H. Jork: Ist es gerechtfertigt, bei *Asarum europaeum* von chemischen Rassen zu sprechen? Planta med. 29: 133–147, 1976.

Böhm, H.: *Papaver bracteatum* Lindl. Results and problems of the research on a potential medicinal plant. Pharmazie 36: 660–667, 1981.

Doyle, J. A.: Origin of Angiosperms. Ann. Rev. Ecol. Syst. 9: 365–392, 1978.

Endress, P. K.: Zur vergleichenden Entwicklungsmorphologie, Embryologie und Systematik bei Laurales. Bot. Jb. 92: 331–428, 1972.

Fairbairn, J. W. and E. M. Williamson: Meconic acid as a chemotaxonomic marker in the Papaveraceae. Phytochemistry 17: 2087–2089, 1978.

FAIRBROTHERS, D. E. and F. P. PETERSEN: Serological investigation of the Annoniflorae (Magnoliifloreae, Magnoliidae). In: JENSEN, U. and D. E. FAIRBROTHERS (eds.) Proteins and nucleic acids in plant systematics. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 1983.
GOTTLIEB, O. R.: Chemosystematics of the Lauraceae. Phytochemistry 11: 1537–1570, 1972.
GRUND, C., J. GILROY, T. GLEAVES, U. JENSEN and D. BOULTER: Systematic relationships of the Ranunculaceae based on amino acid sequence data. Phytochemistry 20: 1559–1565, 1981.
GÜNTHER, K.-F.: Beiträge zur Morphologie und Verbreitung der Papaveraceae. Flora 164: 185–234; 393–436, 1975.
HEGNAUER, R.: Die cyanogenen Verbindungen der Liliatae und Magnoliatae-Magnoliidae. Biochem. Syst. 1: 191–197, 1973.
HIEPKO, P.: Vergleichend-morphologische und entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über das Perianth bei den Polycarpicae. Bot. Jb. 84: 359–508, 1965.
JANCHEN, E.: Die systematische Gliederung der Ranunculaceen und Berberidaceen. Akad. Wiss. Wien, Math.-naturw. Kl. Denkschr. 108: 1–82, 1949.
JENSEN, U.: Serologische Beiträge zur Systematik der Ranunculaceae. Bot. Jb. 88: 204–310, 1968.
LEBOEF, M., A. CAVE, P. K. BHAUMINK, B. MUKHERJEE and R. MUKHERJEE: The phytochemistry of the Annonaceae. Phytochemistry 21: 2783–2813, 1982.
MERXMÜLLER, H. und P. LEINS: Die Verwandtschaftsbeziehungen der Kreuzblütler und Mohngewächse. Bot. Jb. 86: 113–129, 1967.
OKADA, H. and M. TAMURA: Karyomorphology and relationship in the Ranunculaceae. J. Jap. Bot. 54: 65–77, 1979.
SIMON, J. P.: Comparative serology of the order Nymphaeales. Relationships of Nymphaeaceae and Nelumbonaceae. Aliso 7: 325–350, 1971.
SCHWEITZER, H.-J.: Wie sah die Urblüte der bedecktsamigen Pflanzen aus? Spektr. d. Wissensch. Dez. 1980: 22–33, 1980.
THORNE, R. F.: A phylogenetic classification of the Annoniflorae. Aliso 8: 147–209, 1974.
WALKER, J. W.: Comparative pollen morphology and phylogeny of the Ranalean complex. BECK, C. B. (ed.): Origin and early evolution of Angiosperms. Columbia Univ. Press, New York: 241–299, 1976.

Unterklasse: Caryophyllidae

Die Caryophyllidae sind mit rund 11 000 Arten eine kleinere Unterklasse der dicotylen Pflanzen. Das weitaus größte Kontingent stellen die Caryophyllales mit ca. 10 000 Arten, denen die jeweils nur aus einer Familie bestehenden Polygonales und Plumbaginales angeschlossen werden.

Sie stellen eine relativ isolierte Unterklasse dar. Erste Sequenzvergleiche am Cytochrom c von Spinat (Chenopodiaceen) und Buchweizen (Polygonaceen) deckten bemerkenswerte Unterschiede zu Vertretern anderer Unterklassen auf (Abb. 5) und können ein Ausdruck früher Abtrennung in der Phylogenese der Angiospermen sein. Neuerdings werden Beziehungen zu den Ranunculales vermutet.

Die Besonderheiten der Caryophyllidae liegen im Androeceum, Gynoeceum und in speziellen Pflanzeninhaltsstoffen begründet:

- Die Zahl der Staubblätter, ursprünglich wohl 2×5, ist oft reduziert. Bei den Cactaceae ist ein komplexes zentrifugales Androeceum ausgebildet (wie bei Dilleniidae und Alismatales).
- Die Pollenkörner sind zur Zeit der Bestäubung dreikernig («trinukleat»).
- Die Samenanlagen stehen meist in Vielzahl an einer zentralen Säule («freie zentrale Plazentation», bei vielen Caryophyllales) oder in Einzahl an der Fruchtknotenbasis («basale Plazentation»); ein starker, mehrschichtiger Nucellus («crassinucellate» Samenanlage) wird von 2 Integumenten («bitegmisch») umhüllt.

- In den meisten Familien der Caryophyllales und nur dort sind die sonst üblichen Anthocyane durch die chemisch andersartigen Betalaine ersetzt (s. u. Caryophyllales). Ein weiteres auffälliges Merkmal der Unterklasse ist die Akkumulation von (Triterpen-)Saponinen in vielen Familien. Auch Calciumoxalat kommt überall reichlich vor, meist in Form großer Drusen, aber auch als Kristallsand (besonders Chenopodiaceae und Amaranthaceae) oder Raphiden (z. B. manche Sippen der Phytolaccaceae, Aizoaceae und Cactaceae).
- Viele Vertreter der Caryophyllales sind typische C_4-Pflanzen; es ist interessant, daß von den 11 angiospermen Familien mit C_4-Photosynthese 6 zu den Caryophyllales gehören, nämlich Molluginaceae, Nyctaginaceae, Portulacaceae, Aizoaceae, Chenopodiaceae und Amaranthaceae. Auch der ähnliche Crassulaceen-Säurestoffwechsel (CAM) ist in der Ordnung nicht selten anzutreffen.

Zu den Caryophyllidae gehören meist krautartige Pflanzen, die häufig an besondere Standorte gebunden sind (Sukkulenten, Halophyten, N-liebende Ruderalpflanzen).

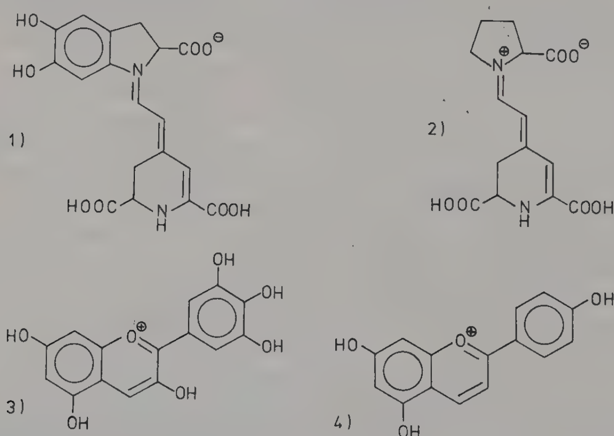
1. Ordnung: Caryophyllales (≙ Centrospermae)

Der früher gebräuchliche Name «Centrospermae» deutet auf ein wichtiges Charakteristikum dieser Ordnung hin, nämlich die basale oder frei-zentrale Plazentation der Samen(anlagen) in der Fruchtknotenmitte (Abb. 65). Fruchtknoten mit freier zentraler Plazentation an einer Mittelsäule hat TAKHTAJAN «lysikarp» genannt, weil man sich ihre Entstehung durch «Auflösen» der Trennwände eines ursprünglich echt gefächerten Fruchtknotens entstanden denken kann. Eine ähnliche «Centrospermie» findet sich auch bei den Primulales, die sich jedoch entgegen früher geäußerten Vermutungen nicht von den Caryophyllales ableiten lassen (vgl. auch S. 234).

Über den Bauplan unterrichtet die Zusammenstellung auf S. 125.

Chemische Charakteristika:

1. Sehr bezeichnend sind **N-haltige Pigmente**, die – mit Ausnahme der Caryophyllaceae und der tropisch-subtropischen Molluginaceae – in allen Familien die sonst üblichen, andersartigen Anthocyane ersetzen. Diese blauvioletten bis roten «**Betacyane**» oder gelben bis orangeroten «**Betaxanthine**» (Gesamtheit = «Betalaine») sind Indolderivate, die sich biogenetisch vom Dihydroxyphenylalanin ableiten. Sie werden als Glykoside in der Vakuole akkumuliert.



Rote und gelbe Pigmente vom Betalain- und Anthocyanintyp. 1) Ein rotes Betalain (Betacyan), 2) ein gelbes Betalain (Betaxanthin), 3) ein rotes Anthocyanin, 4) ein gelbes Anthocyanin.

G: Fruchtknoten zumeist mehrblättrig und verwachsen, coenokarp oder parakarp («lysikarp»), bei den Phytolaccaceae aber auch ± chorikarp; Zahl der Karpelle vielfach kleiner als 5.
Samenanlagen in der Regel kampylotrop, zentral (-winkelständig) und meist zahlreich, oder einzeln basal; fast stets bitegmisch und crassinucellat. Samen im Zentrum der reifen Frucht («Centrospermae»), meist mit Perisperm. Embryo gekrümmt.

A: meist 5 + 5, diplostemon, oft scheinbar obdisplostemon. Insbesondere bei Aizoaceae und Cactaceae zentrifugal komplex, in anderen Fällen aber auch auf 1 Kreis reduziert. Pollen trinukleat.

C: meist 0 oder 5, staubblattbürtig. Aizoaceen-Perianth u. a. aber auch vielzählig.

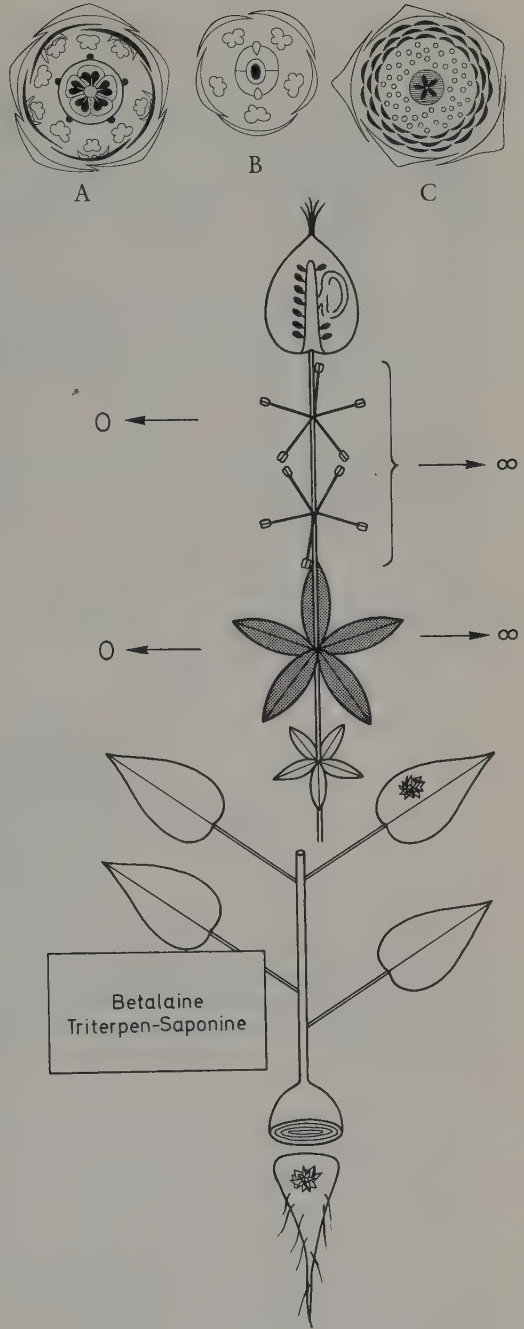
K: meist 5.

Blü: radiär, auffällig (z. B. Nelkengewächse) oder unauffällig gefärbt (z. B. Meldengewächse) und dann reduziert und oft eingeschlechtig.

Bl: gegenständig oder wechselständig, einfach; meist ohne Stipeln.

Sproß: sukkulent bei Aizoaceae, dornig bei Cactaceae.
Sproßachse: öfter sukkulent, besonders bei Cactaceae. Siebröhren mit Plastiden, die ringförmige Bündel von proteeinhaltigen Filamenten enthalten (P-Typ).

Wurzeln: anomales sekundäres Dickenwachstum (auch in Sproßachsen), resultierend in konzentrischen Holz-Bast-Zonen, besonders verbreitet bei Aizoaceae, Chenopodiaceae und Amaranthaceae.



Bauplan der Caryophyllales, mit den Blütendiagrammen von A *Viscaria vulgaris* (Caryophyllaceae), B *Suaeda maritima* (Chenopodiaceae) und C *Mesembryanthemum violaceum* (Aizoaceae). (Nach EICHLER).

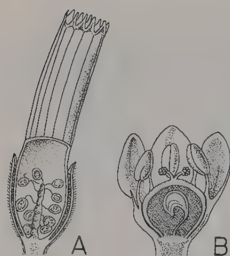
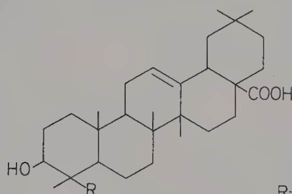


Abb. 65: A Kapsel von *Cerastium holosteoides* (unten aufgeschnitten); Samen an zentraler Säule. B Blüte von *Herniaria glauca*, längs (beide vergr.; nach Beck-Mannagetta.)

Taxonomisch außerordentlich wichtig ist die Tatsache, daß außerhalb der Caryophyllales bis heute Betalaine nicht gefunden wurden. Daß neuerdings auch bei Pilzen (*Amanita*) ähnlich strukturierte Verbindungen entdeckt wurden, überrascht weniger, wenn man an die hochstehenden phytochemischen Leistungen und mannigfachen chemischen Konvergenzerscheinungen bei diesen Organismen denkt.

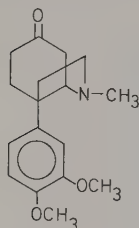
2. Die schon als chemisches Merkmal der Unterklasse erwähnten **Triterpen-Saponine** sind besonders charakteristisch und offenbar durchgehend in allen Familien, wenn auch nicht immer bei allen Arten vorhanden. In halophytischen Chenopodiaceae (Salicornieae, Salsoleae, Suaedeae) ist nur sporadisches Saponinvorkommen feststellbar.

Aufgrund des z. T. sehr hohen Gehaltes fanden und finden manche Vertreter der Caryophyllales als saponinliefernde Drogen Verwendung. Bekannte Sapogenine sind z. B. Gypsogenin (besonders in Caryophyllaceae und Cactaceae) und die Oleanolsäure (besonders in Chenopodiaceae und Amaranthaceae).

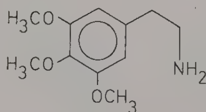


R= CHO : Gypsogenin
R= CH_3 : Oleanolsäure

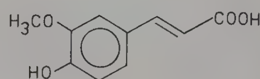
3. **Alkaloide** kommen verschiedentlich vor, ohne durchgehend die Ordnung zu charakterisieren. In Chenopodiaceae überwiegen Protoalkaloide und einfach gebaute Alkaloide und zwar Derivate des Phenylalanins, Tryptophans, Ornithins und Lysins. Cactaceae (und hier nur die Unterfamilie Cereoideae) enthalten Protoalkaloide (Mezcalin etc.) und Tetrahydroisochinolinalkaloide, einige auch Coffein. Auch die Aizoaceae sind alkaloidreich. Ein häufig vorkommendes Alkaloid ist z. B. das Mesembrin.



Mesembrin



Mezcalin



Ferulasäure

4. **Pinitol:** Verbreitet vorkommender Cyclitol, vor allem bei Phytolaccaceae und Caryophyllaceae.

5. **Ferulasäure** ist als charakteristischer Bestandteil der Zellwände von Caryophyllales entdeckt worden und scheint den Polygonales und Plumbaginales zu fehlen.

Die Frage nach den möglichen Verwandtschaftszusammenhängen der Caryophyllales-Familien ist eines derjenigen Themen, die bis heute im Mittelpunkt systematischer Diskussionen standen. Moderne vergleichende Untersuchungen über die Morphologie der Pollen, den Bau der Siebröhrenplastiden, die Chromosomenverhältnisse, die Betalaine, die serologischen Reaktionen der Samenproteine und DNA-RNA-Hybridisierungen haben die grundlegenden Kenntnisse erheblich erweitert.

Man wird daraufhin die Phytolaccaceen (n = 9; z. T. chorikarpes Gynoeceum; reichhaltiges Spektrum an Betalainen) als den gemeinsamen Vorfahren aller Caryophyllales besonders ähnlich ansehen können, wenngleich die ursprüngliche Pigmentführung (Anthocyane) sich nur in den Molluginaceen und Caryophyllaceen erhalten hat, die sich überdies durch einen besonderen Siebröhrenplastiden-Untertyp unterscheiden (vgl. Abb. 66).

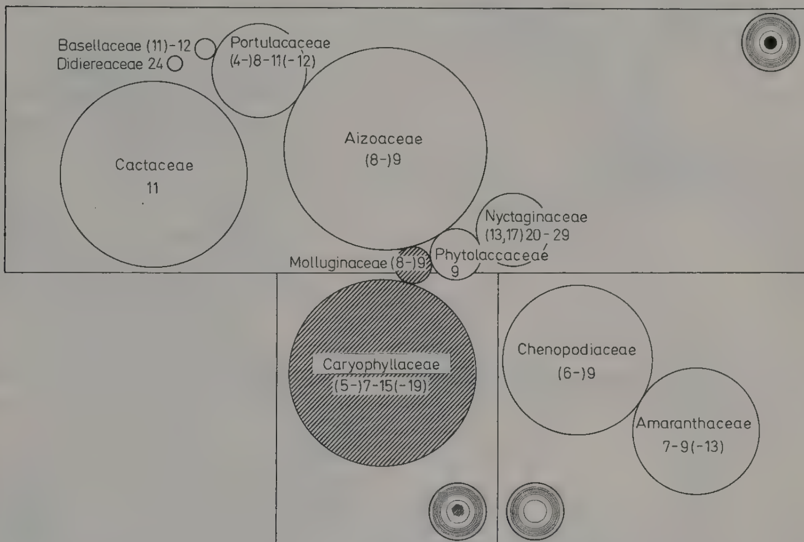


Abb. 66: Mutmaßliche Verwandtschaftszusammenhänge der Caryophyllales unter Verwendung von 3 wichtigen Merkmalsgruppen. Die Kreisflächen sind den Artenzahlen proportional.
Es sind angegeben:
1. Chromosomenzahlen (nach Ehrendorfer)
2. Vorkommen von Betalainen (helle Kreise) oder Anthocyanen (schraffierte Kreise)
3. Untertypen der Siebröhrenplastiden vom P-Typ, und zwar oben mit globulärem Kristalloid, links unten mit polygonalem Kristalloid, rechts unten ohne Kristalloid (nach Behnke).

An die Phytolaccaceen sind auch die überwiegend sukkulenten Aizoaceen, Portulacaceen, Basellaceen und auch Cactaceen anzuschließen, denen die auf Madagaskar endemischen Didiereaceen nahestehen. Die Chenopodiaceen und Amaranthaceen gehen ebenfalls auf die Phytolaccaceen zurück. Sie sind im Zusammenhang mit der zunehmenden Spezialisierung auf Windblütigkeit in ihrem Blütenbau stärker reduziert; den Siebröhrenplastiden fehlen jegliche Kristalloide.

Die wichtigsten Familien der Caryophyllales:

1. *Familie:* **Phytolaccaceae** (150) mit *Phytolacca americana,* der «Kermesbeere», von der besonders wirksame Mitogene (Lectine) isoliert wurden. Die rote Farbe der Früchte geht auf Betanin und iso-Betanin als überwiegende Farbstoffkomponenten zurück.

2. *Familie:* **Portulacaceae** (500). *Portulaca oleracea* (Portulak).

3. *Familie:* **Aizoaceae** (2500). Vielfach Blattsukkulenten (Abb. 67), vor allem die südafrikanischen Mittagsblumen (Gattung *Mesembryanthemum*). Akkumulation organischer Säuren, auch von Oxalsäure, ist – wie bei anderen Sukkulenten – häufig.

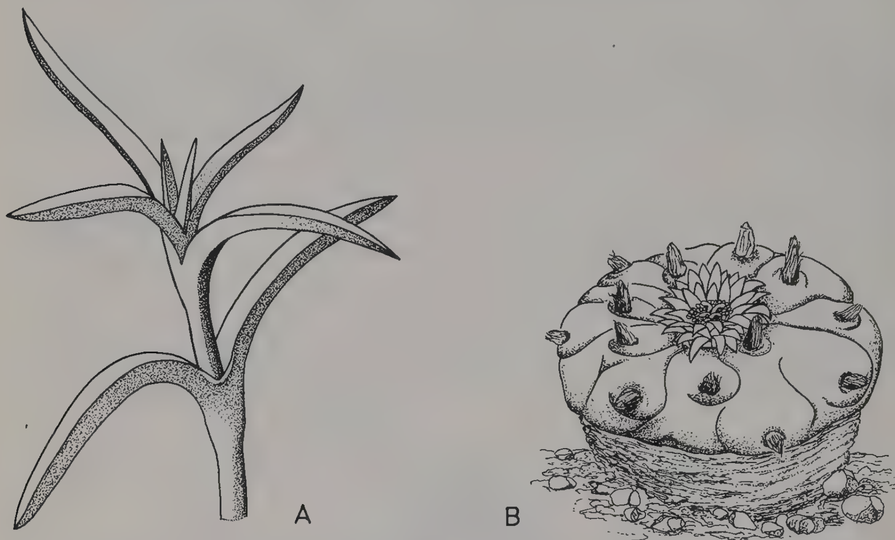


Abb. 67: Sukkulente Vertreter der Caryophyllidae. A *Carpobrotus edulis* (Aizoaceae); Blattsukkulenz (½ ×). B *Lophophora williamsii* (Cactaceae); Stammsukkulenz (ca. 1 ×; B nach H. WAGNER, verändert).

4. *Familie:* **Cactaceae** (2000). Stammsukkulenten Amerikas mit Blattdornbüscheln («Areolen»). Reich an (Polysaccharid-)Schleim in Schleimzellen und lysigenen Schleimhöhlen. Getrocknete Sproßabschnitte des mexikanischen Kaktus *Lophophora williamsii* (Abb. 67) stellen die als «Peyotl» bekannte halluzinogene Droge dar. Hauptwirkstoff ist das Protoalkaloid Mezcalin (vgl. S. 126). Der Feigenkaktus *Opuntia ficus-indica* mit eßbaren Früchten ist im Mittelmeergebiet verwildert. Extrakte von *Selenicereus grandiflorus* gelten als herzwirksam und sind nicht selten Bestandteil entsprechender (vor allem homöopathischer) Arzneimittel; zwar ist neuerdings Tyramin als cardiotone Komponente nachgewiesen worden, doch bleibt abzuwarten, ob damit die Gesamtwirkung der Droge hinreichend begründet werden kann.

5. *Familie:* **Caryophyllaceae** (2000), Nelkengewächse. Über die ganze Erde verbreitete Pflanzen mit gegenständigen Blättern und häufig dichasialen Blütenständen. Eine Übersicht über die Mannigfaltigkeit im Blütenbau gibt Abb. 68.

Die drei Unterfamilien lassen sich leicht voneinander unterscheiden. Die Bruchkrautartigen (Paronychioideae) sind durch das Vorkommen von Nebenblättern charakterisiert, die Mierenartigen (Alsinoideae) durch freie Kelchblätter. Die Nelkenartigen (Silenoideae) schließlich erkennt man an den nur hier – meist zu einer Röhre – verwachsenen Kelchblättern. In dieser Röhre stehen die «genagelten» Kronblätter, an denen zwischen «Platte» und «Nagel» oft eine «Ligula» (Nebenkrone) erkennbar ist

	Cerastium arvense, Agrostemma githago							
Ursprüngliche Blütenformel	*	K_5	C_5	A_{5+5}		$G_{(\underline{5})}$		vielsamige Kapsel
			↓	↓		↓		↓
Reduktion einzelner Blütenglieder	*	K_5	C_0	A_{5+0} →	$A_{4,3+0}$	$G_{(\underline{3})}$ →	$G_{(\underline{2})}$	einsamige Nuß
bei			Scleranthus Stellaria media ssp. apetala	Herniaria	Stellaria media-Formen	Silene Stellaria	Dianthus Saponaria Gypsophila Herniaria	Scleranthus Herniaria

Abb. 68: Blütenbau der Caryophyllaceae.

(Abb. 69). In den unterirdischen Organen der Silenoideen wird statt Stärke ein als «Lactosin» bezeichnetes Saccharidgemisch, das überwiegend aus kurzkettigen Galaktanen besteht, gespeichert, und in ihrer Saponinführung scheint es im Unterschied zu den anderen Unterfamilien kaum eine Ausnahme zu geben.

Vertreter der Familie sind vor allem wegen ihrer Saponine als Arznei- oder Giftpflanzen von Interesse: *Gypsophila*-Arten liefern das Saponinum album (Saponin-Standard) des Handels. *Saponaria officinalis* (Abb. 69) mit ca. 5% Saponin. *Herniaria,* das Bruchkraut, mit unscheinbaren Blüten (Krone fehlt), ist eine als Diureticum gebräuchliche Droge, die außer Saponinen Flavonoide und die Cumarine Umbelliferon und dessen Methyläther Herniarin enthält. Als früher häufige, unerwünschte Verunreinigung des Getreides seien die Samen der Kornrade, *Agrostemma githago,* erwähnt. Ob deren Giftigkeit aber auf eine Resorption der Saponine zurückzuführen ist, wird neuerdings bezweifelt.

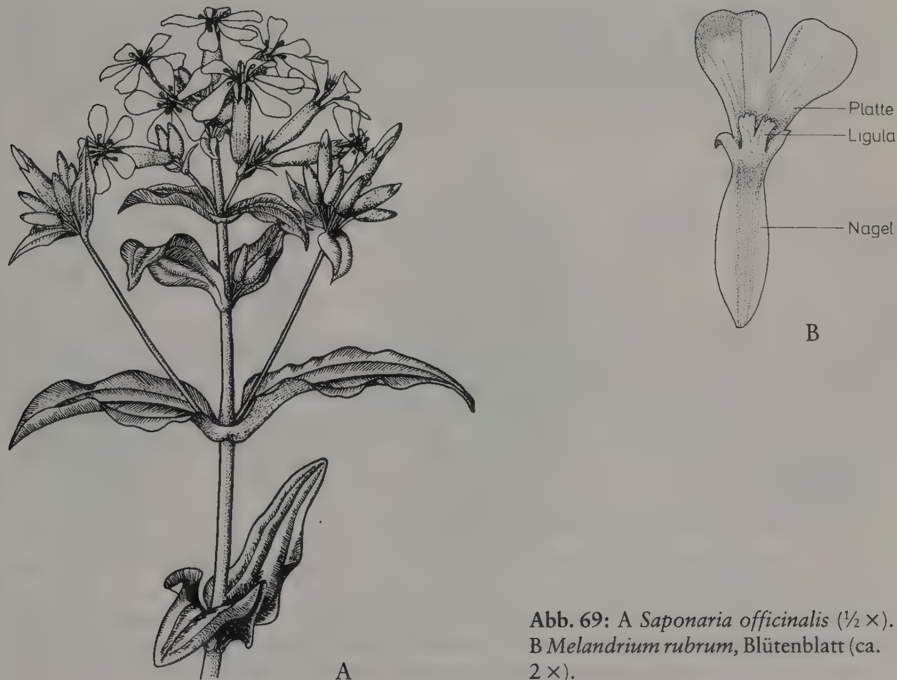


Abb. 69: A *Saponaria officinalis* (½ ×). B *Melandrium rubrum,* Blütenblatt (ca. 2 ×).

6. *Familie:* **Chenopodiaceae** (1500), Gänsefußgewächse und

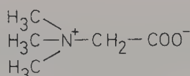
7. *Familie:* **Amaranthaceae** (900), Fuchsschwanzgewächse, sind zwei nahe verwandte Familien. Das unscheinbare, nur mehr einkreisige Perianth ist ein Ausdruck der Windblütigkeit.

Insbesondere unter den Chenopodiaceae finden sich viele Ruderalpflanzen (Melden, Gänsefuß-Arten) mit auffälliger Nitratakkumulation. Andere sind ausgesprochen salzliebende Pflanzen. Die meisten dieser sogenannten Halophyten besiedeln Spülsäume oder Wattränder des Meeres, wo vermodernde Tang- und Kleintierreste eine lebhafte Nitrifikation erzeugen. In solchen Spülsaumgesellschaften der Nord- (und z. T. auch Ost-)see findet man regelmäßig u. a. das Salzkraut (*Salsola kali*), den Strandsoda (*Suaeda maritima,* früher zur Sodagewinnung verwendet), den graugrünen Gänsefuß (*Chenopodium glaucum*), die spießblättrige- und die Strand-Melde (*Atriplex hastata* und *A. littoralis*). Als erstem Pionier des Wattenmeeres begegnet man bereits 30–40 cm unterhalb der Mittelhochwasserlinie dem Queller (*Salicornia europaea* agg.).

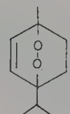
Diese stammsukkulente Pflanze ist ganz an den salzhaltigen Standort angepaßt. Ihre Samen keimen optimal erst bei der halben Salinität des Nordseewassers (ca. 1,5% NaCl); die Pflanzen gedeihen selbst bei 4–5 facher Meerwasserkonzentration. Das aufgenommene Salz wird in der Pflanze gespeichert und bedingt einen außergewöhnlich hohen osmotischen Wert des Zellsafts, wodurch eine ungestörte Wasseraufnahme auch unter den extremen Standortbedingungen ermöglicht wird.

Als Gemüsepflanzen werden trotz des hohen Oxalsäuregehaltes der Spinat* (*Spinacia oleracea*) und die verschiedenen Kulturformen der Runkelrübe (*Beta vulgaris*), wie Mangold, Futterrübe, Zuckerrübe und Rote Rübe geschätzt. Die zur Gewinnung von «Rübenzucker» dienenden Zuckerrüben können Mitte Oktober maximale Saccharosewerte bis 20% erreichen.

Chenopodium- und *Amaranthus-*Arten haben auf dem amerikanischen Kontinent, bevor im 16. Jahrhundert die eurasiatischen Cerealien Eingang fanden, als «Meldengetreide» eine wichtige Rolle gespielt. Auch heute noch werden in tropischen Gebieten diese «Pseudo-Cerealien» (dazu zählt man auch noch *Fagopyrum*) lokal begrenzt angebaut, wobei der z. T. hohe Saponingehalt als Nachteil beim Verzehr in Kauf genommen werden muß.



Betain



Ascaridol

Von den chemischen Besonderheiten der Chenopodiaceae ist das außerordentlich reiche Vorkommen von Betain, dem Trimethylderivat des Glycins erwähnenswert. Eine Besonderheit von *Chenopodium ambrosioides* und einiger anderer *Chenopodium-*Arten ist das Vorkommen von Ascaridol im ätherischen Öl (Oleum Chenopodii), das als Wurmmittel gegen Spul- und Hakenwürmer Verwendung fand, heute in der Veterinärmedizin hin und wieder noch gegen bestimmte Lungenegel eingesetzt wird.

Arznei- und Nutzpflanzen der Caryophyllales

Phytolaccaceae. *Phytolacca americana* L. (schwarzrote Betalainfarbstoffe der Kermesbeeren, früher als Farbstoff verwendet).

---

* dessen angeblich hoher Eisengehalt sich aufgrund eines Kommafehlers (in einer aus der Jahrhundertwende stammenden Analyse) in die Literatur eingeschlichen hat.

Portulacaceae. *Portulaca oleracea* L. *ssp. sativa* (Haw.) Celak. (Portulak: Blattgemüse).

Aizoaceae. *Tetragonia tetragonioides* (Pall.) O. Kuntze (Neuseeländer Spinat).

Cactaceae. *Lophophora williamsii* Coult. (Peyotl; Mezcalin), *Selenicereus* sp. (homöop.: Extr.), *Opuntia ficus-indica* (L.) Mill. (Feigenkaktus).

Caryophyllaceae. *Gypsophila*-Arten (Radix Saponariae alba, «Standard-Saponin»), *Herniaria*-Arten (Herba Herniariae), *Saponaria officinalis* L. (Radix Saponariae rubra).

Chenopodiaceae. *Beta vulgaris* L. *ssp. vulgaris var. altissima* Döll (Zuckerrübe), *var. alba* Dc (Futterrübe), *var. conditiva* Alef. (Rote Rübe; Rote Beete; Extr.), *var. vulgaris* (Mangold), *Chenopodium ambrosioides var. anthelminticum* (L.) A. Gray (Oleum Chenopodii, Ascaridol), *Spinacia oleracea* L. (Spinat; Extr.).

Die beiden folgenden Ordnungen lassen sich wegen der einzelnen, basalen, bitegmischen, crassinucellaten Samenanlagen im verwachsenblättrigen, einfächerigen Fruchtknoten, wegen trinukleater Pollenkörner und des reichen Vorkommens von Oxalaten zwar an die Caryophyllales anschließen; ihre Stellung ist aber keinesfalls als gesichert anzusehen, zumal beide Ordnungen anthocyanführend sind, also keine Betalaine synthetisieren und außerdem nicht wie die Caryophyllales Siebröhrenplastiden vom P-Typ, sondern vom allgemein verbreiteten S-Typ besitzen.

2. Ordnung: Polygonales

Die einzige Familie **Polygonaceae** (800), Knöterichgewächse, unterscheidet sich von den Caryophyllales besonders durch die – wenn auch nicht durchgehend vorhandene – Ochrea, eine atrope Samenanlage, das Endosperm als Nährgewebe und das verschiedentliche Vorkommen von Anthraglykosiden. Vgl. dazu Abb. 70 und den Bauplan S. 132.

Bei einigen Polygonaceen bestehen Leitbündel-Anomalien im Achsengewebe, von denen hier die besonderen Verhältnisse beim Medizinal-Rhabarber erwähnt seien: Die eigentümlichen Masern, die man an Schnittflächen der Rübe beobachten kann, werden durch leptozentrische, im Innern liegende Gefäßbündel hervorgerufen. Diese entstehen aus ursprünglich isoliert liegenden, markständigen Phloemsträngen, um die herum ein Kambium gebildet wird, das nach innen weiteres Phloemgewebe, nach außen Xylemelemente produziert.

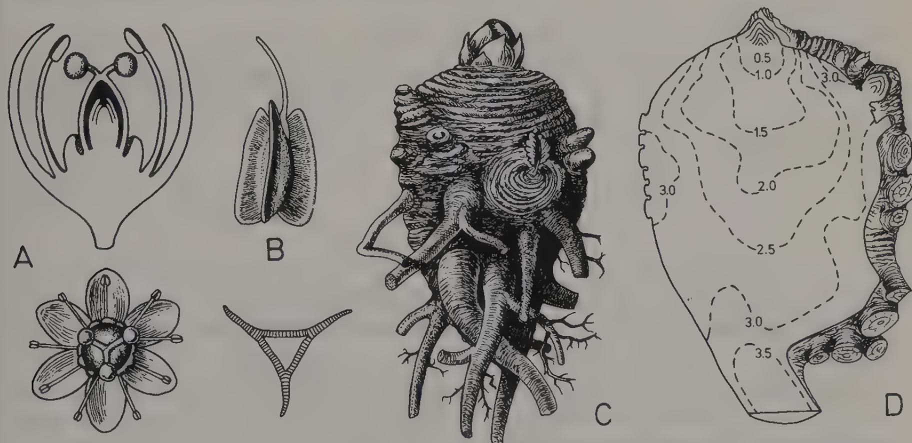
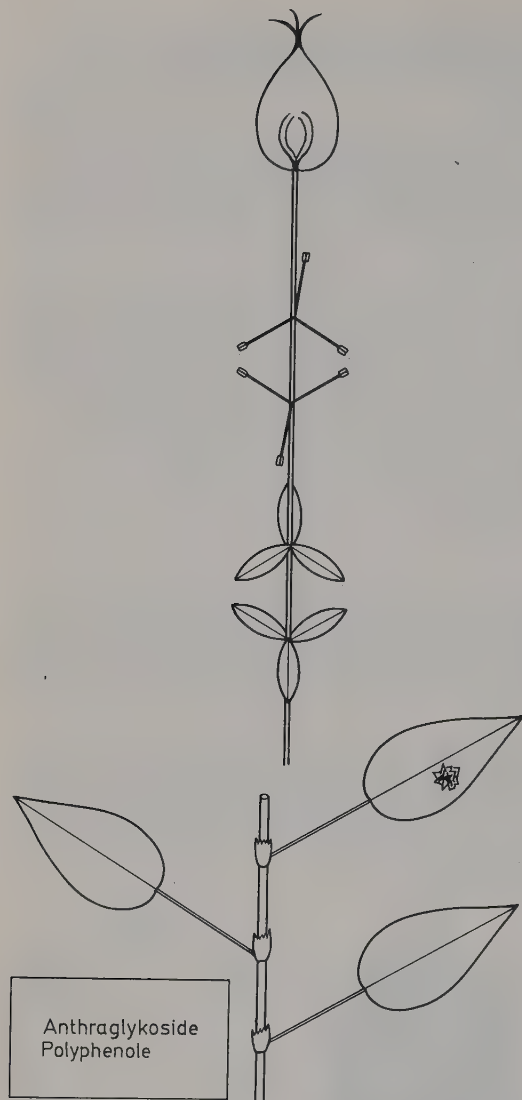


Abb. 70: *Rheum palmatum,* Medizinal-Rhabarber. A Blüte im Längsschnitt und in Aufsicht (vergr.). B geflügelte Frucht, von der Seite und quer. C Wurzelrübe (verkl.). (Nach H. Weber.) D Längsschnitt mit Linien gleicher Anthrachinongehalte (in %; nach Schratz).



G: Fruchtknoten oberständig, aus meist 3 Karpellen verwachsen, einfächerig, fast immer mit einer basalzentralen, atropen, bitegmischen und crassinucellaten Samenanlage. Endosperm! Frucht eine einsamige Nuß.

A: meist 3 + 3. Pollen trinukleat.

P: ± unscheinbar (oft Windblütigkeit, vgl. aber *Fagopyrum*), meist 3-, aber auch 2- oder 5-zählig, in 1 oder 2 Kreisen.
Besonders innere Perigonblätter bei der Reife oft vergrößert («Valven»), mit Schwielen, Stacheln etc.

Bl: meist wechselständig, Nebenblätter häufig zu einer Tüte («Ochrea») verwachsen.

Bauplan der Polygonales

An charakteristischen Inhaltsstoffen sind erwähnenswert:

a) Viel **Calciumoxalat** (z. T. sehr große Drusen oder Einzelkristalle) neben löslicher Oxalsäure.

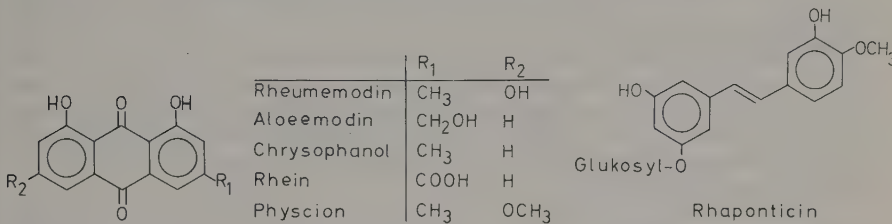
b) **Anthraglykoside.** Das Vorkommen von Anthraglykosiden ist zwar für die Polygonaceae charakteristisch, der Wert dieses phytochemischen Familienmerkmals wird jedoch durch 2 Tatsachen eingeschränkt:

1. Es bestehen bei den Polygonaceae auffällige intrafamiliäre Differenzierungen: In bestimmten Sippen (Gattungen, Triben) fehlen sie ganz, in anderen sind sie weit verbreitet, wie in der Unterfamilie der Polygonoideae (wozu die bekanntesten Vertreter

Rumex, Rheum, Polygonum und *Fagopyrum* gehören). *Fagopyrum* und möglicherweise einige *Polygonum*-Arten sind durch Fagopyrin und andere fotosensibilisierend wirkende Naphthodianthrone ausgezeichnet (vgl. Hypericin, S. 232).

2. Neuerdings wird immer häufiger über das Vorkommen von Anthrachinonen in den verschiedensten systematischen Bereichen berichtet (Pilze, Flechten, viele Familien der Magnoliatae), und selbst im Tierreich sind sie ausnahmsweise vorhanden (Schildläuse, Seelilien). Offenbar werden die zum Aufbau dieser Verbindungsklasse führenden verschiedenen Biosynthesewege (bei den Polygonaceae wohl aus Acetateinheiten, vgl. dazu S. 238) häufiger beschritten, ohne daß dies in jedem Falle zur Akkumulation größerer Mengen führen muß.

Anthrachinonderivate kommen besonders viel in den unterirdischen Organen von Rhabarber-Arten vor und zeigen hier im oxydierten Zustand eine typische Gelbfärbung, die sich nach Zusatz von Lauge zu einem intensiven Rot vertieft («Bornträger-Reaktion»). Sie wirken laxierend (abführend), weswegen auch heute noch Präparate von Radix Rhei viel im Gebrauch sind. Die Droge soll von *Rheum palmatum* oder *Rheum officinale* (meist Bastarde; reine Arten sind heute nur noch in Ausnahmefällen anzutreffen) stammen und Glykoside 5 verschiedener Anthrachinon-Aglyka (vgl. Formelübersicht), nicht jedoch das Stilbenderivat Rhaponticin enthalten. Genuin kommen im Rhabarber – wie in den meisten anthraglykosidführenden Pflanzen (vgl. z. B. den Faulbaum oder die Sennesblätter) – auch Dianthronverbindungen vor.



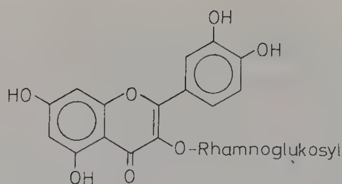
Aglyka der in der offizinellen Rhabarber-Droge vorkommenden Anthraglykoside

c) **Stilbene.** Vor allem als Glykosid Rhaponticin in *Rheum*-Arten enthalten und von systematischem Interesse, da das Vorkommen mit bestimmten Sektionen der Gattung *Rheum* korreliert:

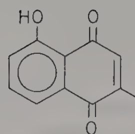
Sectio Ribesiformia:	+	Sectio Palmata:	–
Sectio Rhapontica:	+	Sectio Spiciformia:	–
		Sectio Nobilia:	–

Rhaponticinhaltige Drogen, z. B. von *Rheum rhaponticum,* sind wegen der oestrogenen Wirkung des Rhaponticins und meist geringeren Anthraglykosidgehalts als Abführmittel nicht offizinell, doch werden Extrakte als sogenannte «Phyto-Oestrogen»-präparate therapeutisch eingesetzt.

d) **Flavonoide** und **Gerbstoffe** kommen in der Familie allgemein vor, vor allem die Flavonol-(Quercetin-)Glykoside Rutin, Hyperosid und Quercitrin. Rutin, das Quercetin-3-rhamnoglukosid, wird in technischem Maßstab aus *Fagopyrum esculentum* gewonnen. Es ist wegen «kapillarabdichtender» Wirkungen Bestandteil zahlreicher sog. «Venenmittel»; sein therapeutischer Wert ist jedoch zweifelhaft. Die Gerbstoffe der Polygonaceae sind meist Gemische hydrolysierbarer und kondensierter Verbindungen, wobei Catechin- und Procyanidingerbstoffe überwiegen.



Rutin



Plumbagin

Außer den bereits erwähnten Medizinalpflanzen sind als Nutzpflanzen der Buchweizen *Fagopyrum esculentum* (ausnahmsweise corollinisches Perianth; stärkehaltige, eßbare Samen) und der Speiserhabarber (*Rheum rhabarbarum* und *Rheum undulatum* nebst großem Bastardschwarm) mit den relativ anthraglykosid- und oxalatarmen, eßbaren Blattstielen erwähnenswert.

Arznei- und Nutzpflanzen der Polygonales

Polygonaceae. *Fagopyrum esculentum* Moench (Buchweizen; Rutin), *Polygonum aviculare agg.* (Herba Polygoni avicularis), *Rheum palmatum* L. und *R. officinale* Baill. (Radix Rhei; Extr.), *R. rhabarbarum* L. und *R. undulatum* samt Bastarden (Speiserhabarber), *R. rhaponticum* L. (Extr., Rhaponticin), *Rumex acetosa* L. *var. hortensis* Dierb. (Gartensauerampfer).

3. Ordnung: Plumbaginales

Zur einzigen Familie, den **Plumbaginaceae** (350) gehören viele salzliebende Pflanzen, wie die einheimischen *Limonium vulgare* (Halligflieder) und *Armeria maritima* (Grasnelke). Ein wichtiges Familienmerkmal (wahrscheinlich nur der Unterfamilie Plumbagineae) ist das acetogene 2-Methyl-5-hydroxy-naphthochinon Plumbagin, dem eine – allerdings nur sehr schwache – antihämorrhagische Wirkung zugeschrieben wird.

Literatur Caryophyllidae

Agarwal, S. K. and R. P. Rastogi: Triterpenoid saponins and their genins. Phytochemistry 13: 2623–2645, 1974.

Backeberg, C.: Das Kakteenlexikon, Enumeratio diagnostica Cactacearum. G. Fischer-Verl., Stuttgart, 1979.

Barthlott, W. und G. Voit: Mikromorphologie der Samenschalen und Taxonomie der Cactaceae: Ein rasterelektronenmikroskopischer Überblick. Plant Syst. Evol. 132: 205–229, 1979.

Behnke, H.-D.: Die Siebelement-Plastiden der Caryophyllaceae, eine weitere spezifische Form der P-Typ-Plastiden bei Centrospermen. Bot. Jahrb. Syst. 95: 327–333, 1976.

Buxbaum, F.: Vorläufige Untersuchungen über Umfang, systematische Stellung und Gliederung der Caryophyllales (Centrospermae). Beitr. Biol. Pfl. 36: 3–56, 1961.

Eckardt, Th.: Classical morphological features of centrospermous families. Plant Syst. Evol. 126: 5–25, 1976.

Ehrendorfer, F.: Chromosome numbers and differentiation of centrospermous families. Plant Syst. Evol. 126: 27–30, 1976.

Leuenberger, B. E.: Die Pollenmorphologie der Cactaceae und ihre Bedeutung für die Systematik. Diss. Bot. 31: 1–321, 1976.

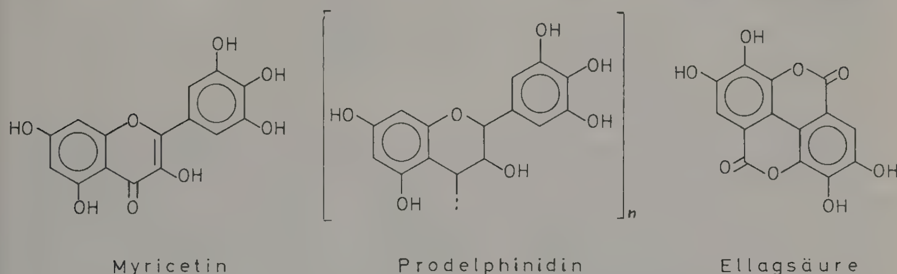
Mabry, T. J.: The order Centrospermae. Ann. Missouri Bot. Gard. 64: 210–220, 1977.

Mabry, T. J. and H.-D. Behnke (eds.): Evolution of centrospermous Families. Pl. Syst. Evol. 126: 1–106, 1976.

Mabry, T. J., L. Kimler and C. Chang: The betalains; structure, function, and biogenesis, and the plant order Centrospermae. In: V. C. Runeckles and T. C. Tso (eds.) Recent advances in phytochemistry 5: 105–134, Academic Press, New York, 1972.

Nowicke, J. W.: Pollen morpholgy in the order Centrospermae. Grana 15: 51–77, 1975.
Nowicke, J. W. and J. J. Skvarla: Pollen morphology and the relationship of the Plumbaginaceae, Polygonaceae, and Primulaceae to the order Centrospermae. Smiths. Contr. Bot. 37, 1977.
Reznik, H.: Betalaine. Ber. D. Bot. Ges. 88: 179–190, 1975.
Richardson, P. M.: Flavonols and C-glycosylflavonoids of the Caryophyllales. Biochem. Syst. Ecol. 6: 283–286, 1978.
Richardson, P. M.: Flavonoids of some controversial members of the Caryophyllales (Centrospermae). Plant Syst. Evol. 138: 227–233, 1981.
Skvarla, J. J. and J. W. Nowicke: Ultrastructure of pollen exine in the centrospermous families. Plant Syst. Evol. 126: 55–78, 1976.
Szarek, S. R. und I. P. Ting: The occurrence of crassulacean acid metabolism among plants. Photosynthetica 11: 330–342, 1977.
Schnelle, F. J. und E. Schratz: Unterschiede im Vorkommen von Anthrachinonaglyka und Rhaponticin in *Rheum*-Arten. Planta med. 14: 149–199, 1966.
Schratz, E. und F. J. Schnelle: Der heutige Bestand Botanischer Gärten an *Rheum*-Arten. Ber. D. Bot. Ges., 1964.

Für viele dikotyle Pflanzen, die der folgenden Unterklasse Hamamelididae angehören, ist die Akkumulation bestimmter phenolischer Inhaltsstoffe charakteristisch. Das gilt ebenfalls für die Vielzahl von Vertretern der Unterklassen Rosidae, Dilleniidae und Cornidae, die einer mittleren Entwicklungsstufe zuzurechnen sind und mehr oder weniger auf die Hamamelididae zurückgeführt werden können. Bei diesen phenolischen Inhaltsstoffen handelt es sich um die am B-Ring trihydroxylierten flavonoiden Verbin-



dungen Myricetin, Prodelphinidin und um Derivate der ebenfalls durch drei vicinale Hydroxylgruppen ausgezeichneten Gallussäure, hier insbesondere der Ellagsäure. Daher finden sich auch die entsprechenden kondensierten Gerbstoffe (auch Ellagitannine) hier in weiter Verbreitung. Bei den stärker abgeleiteten und daher auf hoher Entwicklungsstufe stehenden Asteridae und Lamiidae sind diese Verbindungen im Laufe der Evolution weitgehend wieder auf Kosten anderer, oft spezifischer Sekundärstoffe verlorengegangen.

Unterklasse: Hamamelididae (≙ Amentiferae)

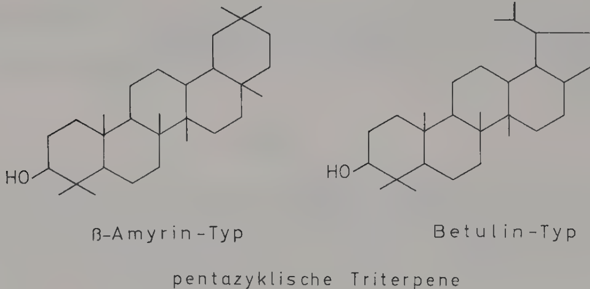
Die Hamamelididae sind als alter Zweig der Magnoliatae anzusehen; ihre Vertreter finden sich bereits unter den ersten Angiospermen-Funden in der unteren Kreide (*Cercidiphyllum*). Heute sind die Hamamelididae eine artenzahlmäßig kleine Gruppe, beherbergen aber die wichtigsten und verbreitetsten Laubwaldbäume der nördlichen temperierten Regionen.

Auffällig ist die Vereinigung der reduzierten und oft eingeschlechtigen Blüten in **Kätzchen** («Amentiferae»), wenngleich nicht alle kätzchenblütigen Holzpflanzen (vgl. Weidengewächse, Salicaceae) hierher gehören.

Phytochemisch sind die Hamamelididae durch das verbreitete Vorkommen zweier Stoffgruppen charakterisiert:

a) Polyphenole und Gerbstoffe, insbesondere trihydroxylierte Verbindungen,
b) Freie pentazyklische Triterpene.

Die Akkumulation beider Stoffgruppen ist zwar nicht auf die Unterklasse beschränkt, trennt sie z. B. aber von den Magnoliidae scharf ab.



Wir unterscheiden folgende Ordnungen:

1. Trochodendrales
2. Hamamelidales
3. Fagales
4. Myricales
5. Juglandales
6. Casuarinales

1. Ordnung: Trochodendrales

Die hierher gestellten vier ostasiatischen Familien **Trochodendraceae, Tetracentraceae, Eupteleaceae** und **Cercidiphyllaceae** enthalten nur je 1 oder 2 Arten und stellen archaische Reliktgruppen dar. Sie lassen in ihrer z. T. primitiven Merkmalsstruktur (Fehlen von Gefäßen, ± freie Karpelle, zelluläre Endospermbildung) Beziehungen zu den Magnoliidae erkennen. *Trochodendron aralioides* ist in Korea, Japan und auf Taiwan heimisch und wird bei uns in Botanischen Gärten verschiedentlich mit Erfolg kultiviert. Ihre kleinen Blüten mit Wind- oder Insektenbestäubung haben ein völlig reduziertes Perianth und stehen in reichblütigen Infloreszenzen. Das 4- bis vielzählige Gynoeceum bildet bei der Reife Balgfrüchte aus. Auch die 2 *Euptelea*-Arten (Eupteleaceae) und die 2 *Cercidiphyllum*-Arten (Cercidiphyllaceae) sind perianthlos und windblütig und werden als Vorläufer der heutigen Hamamelidales und Fagales angesehen.

2. Ordnung: Hamamelidales

Auch die Hamamelidales stellen eine alte Reliktgruppe dar und lassen sich zumindest bis in die obere Kreide nachweisen. Sie nehmen eine interessante taxonomische Zwischenposition ein und vermitteln einerseits zu windblütigen, eingeschlechtigen Kätzchenblütlern (man denke etwa an die Ähnlichkeit der Scheinhasel *Corylopsis* (Hamamelidaceae) mit der Hasel *Corylus* (Betulaceae)), andererseits zu Pflanzen mit zwittrigen, entomogamen Blüten und doppeltem Perianth, wie z. B. den Rosidae. Die Beziehungen zu den Rosidae werden durch den Chemismus unterstrichen: Polyphenole sind beiden Gruppen gemeinsam, wobei die trihydroxylierten Procyanidine (Prodelphinidin), Flavonole (Myricetin) und bestimmte Gerbstoff-Bausteine (Ellagsäure) systematisch am interessantesten sind.

1. *Familie:* **Platanaceae** (6). Nur *Platanus,* Platane. Kugelige Fruchtstände aus vielen oberständigen, chorikarpen Gynoeceen (je 5–9 Karpelle).

2. *Familie:* **Hamamelidaceae** (102). Blüten in Köpfchen oder Kätzchen, ein- oder zweigeschlechtig. Perianth doppelt, einfach oder fehlend; 4 oder 5 Staubblätter, z. T. zu Staminodien reduziert, und 2–3 Karpelle, die frei oder mehr oder weniger miteinander verwachsen sind.

Chemische Merkmale:

Polyphenolakkumulation. Verbreitet sind vor allem Gerbstoffe, darunter reichlich Gallotannine, z. T. auch Ellaggerbstoffe. Das aus *Hamamelis virginiana* isolierte β-Hamamelitannin, ein Hamamelose-Gallussäurediester ist einer der ersten rein dargestellten und strukturell abgeklärten Gerbstoffe*.

Typisch für die Familie ist auch der hohe Gehalt an Chinasäure oder Shikimisäure in den Zellsäften (Formeln siehe S. 88). Besonders reich an Shikimisäure ist die Unterfamilie der Liquidambaroideae, die zusätzlich gekennzeichnet ist durch das Vorkommen iridoider Verbindungen und schizogener balsamführender Exkretgänge; u. a. liefern *Liquidambar orientalis* und *L. styraciflua* nach Verwundung Harzprodukte, die als «Styrax» bezeichnet werden.

Arzneipflanzen der Hamamelidales

Hamamelidaceae. *Hamamelis virginiana* L. (Folia Hamamelidis; Extr.), *Liquidambar*-Arten (Styrax).

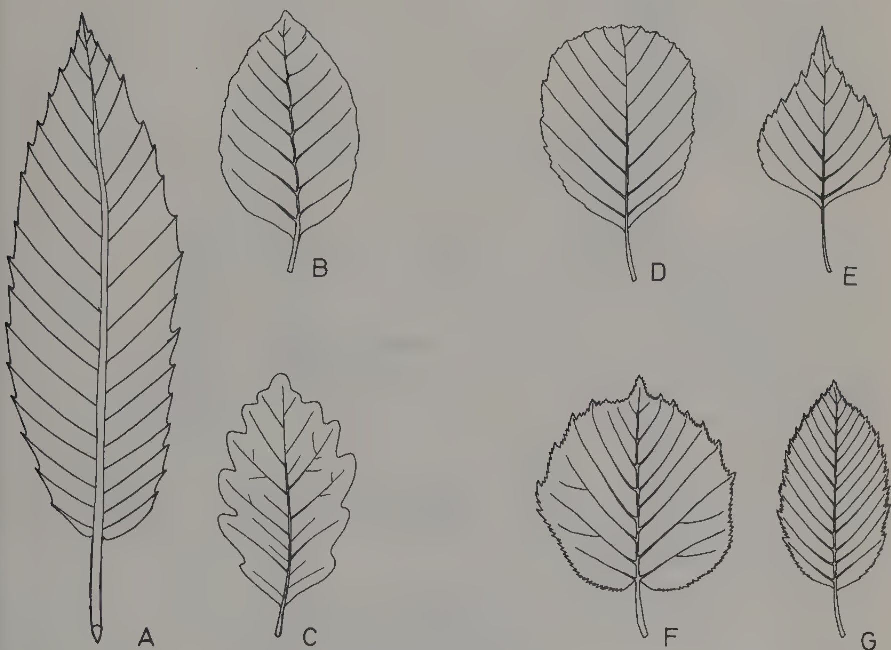


Abb. 71: Blätter der Fagales. Fagaceae mit *Castanea sativa* (A), *Fagus sylvatica* (B) und *Quercus petraea* (C); Betulaceae mit *Alnus glutinosa* (D), *Betula pendula* (E), *Corylus avellana* (F) und *Carpinus betulus* (G). (⅓ bis ½ ×).

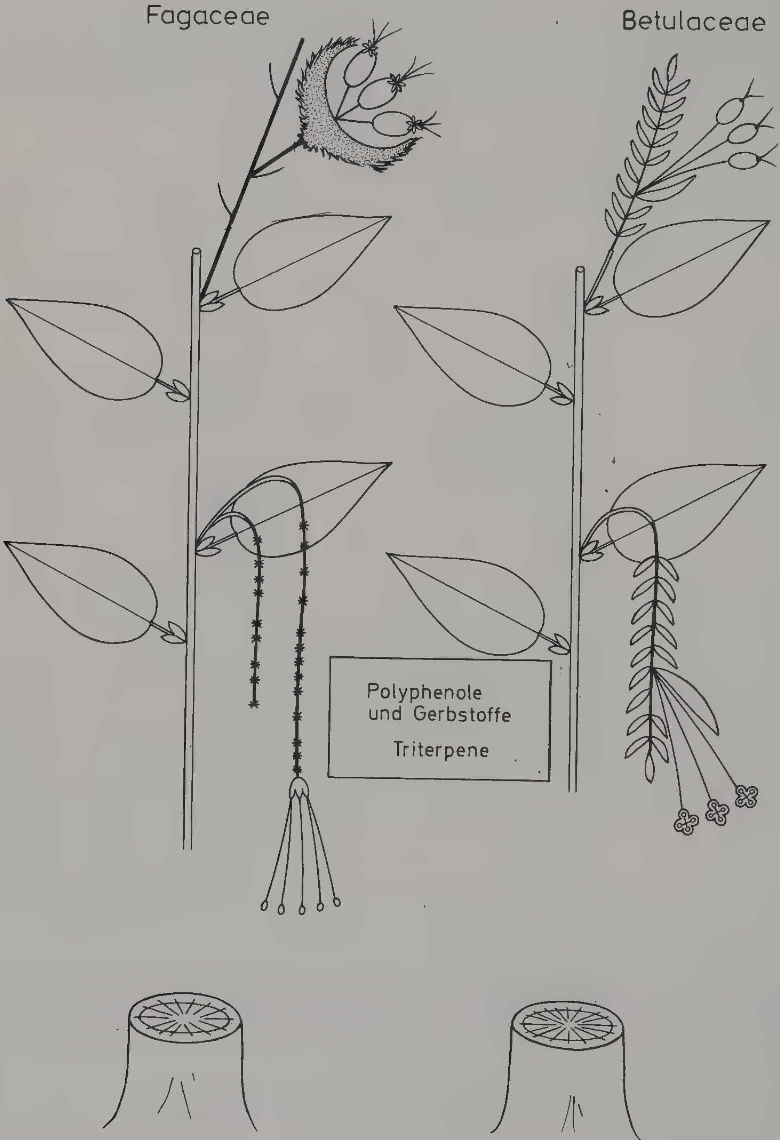
---

* Als Externa (Dermatica) verwendete «Hamamelis»-Präparate enthalten auch wasserdampfflüchtige Substanzen.

3. Ordnung: Fagales

Die Fagales mit den Familien Fagaceae (600) und Betulaceae (100) sind zwar artenzahlmäßig eine kleine Ordnung, enthalten aber unsere wichtigsten und verbreitetsten belaubten Waldbäume: Kastanien, Buchen, Eichen, Haseln, Hainbuchen, Erlen, Birken (Abb. 71).

Alle diese fast immer einhäusigen Holzpflanzen sind gekennzeichnet durch (vgl. auch den Bauplan auf dieser Seite) folgende Merkmale:



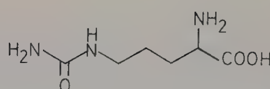
Bauplan der Fagales

- Hinfällige Nebenblätter, die auch die Funktion von Knospenschuppen übernehmen und z. B. bei der Blattentfaltung der Buche in großer Zahl abfallen. Blätter wechselständig.
- Windblütigkeit und damit auch stark reduziertes bis fehlendes Perianth. Der Sicherung der Bestäubung ist die frühe Blütezeit (vor dem Blattaustrieb) dienlich; die Pollenkörner sind klein und weit verwehbar (vereinzelt noch in 2 km Höhe und 1000 km Entfernung nachweisbar).
- Die Blüten stehen in – meist 3-blütigen – Dichasien.
- Unterständige und coenokarpe Fruchtknoten mit mehreren apikalen, hängend-anatropen Samenanlagen, aus denen sich aber nur 1-samige Nüsse entwickeln.
- Große Kotyledonen mit Reservestoffspeicherung; ein Endosperm fehlt.

Chemische Merkmale:

- Calciumoxalat reichlich in Form von Drusen und großen Einzelkristallen. Polyphenol- und Gerbstoffakkumulation; verbreitet Triterpene.

	Fagaceae	Betulaceae
Blüten	im Prinzip **3zählig**	im Prinzip **2zählig** Blüten in der Achsel auffälliger, z. T. miteinander verwachsener Deck- und Vorblätter (Schuppen)
♀ Blüten	Perianth unscheinbar, meist 6blättrig (P 3+3)	Perianth unscheinbar, meist ± 4blättrig *(Alnus, Betula)* oder fehlend *(Corylus, Carpinus)*
	Fruchtknoten aus 3 (oder 6) Fruchtblättern verwachsen	Fruchtknoten aus 2 Fruchtblättern verwachsen
	Fruchtknoten unterständig	
	Samenanlagen mit **2 Integumenten** (1 Integument bei *Nothofagus*)	Samenanlagen mit **1 Integument**
♂ Blüten	Perianth unscheinbar, Zahl der Perianth- und Staubblätter variabel, meist P 4–7 und A 4–40	Perianth unscheinbar, 4- *(Alnus)*, 2blättrig *(Betula)* oder fehlend *(Corylus, Carpinus)* Pro Blüte meist 4 Staubblätter oder 2 *(Betula)*, vielfach mit gespaltenen Antheren
Blütenstände	♂ Blüten in reichblütigen, kätzchenförmigen oder kugeligen Blütenständen	♂ und ♀ Blüten in maximal 3blütigen Dichasien, die meist zu kätzchen- oder zapfenförmigen Blütenständen vereinigt sind
	♀ Blüten in 3- oder wenigerblütigen, dichasialen Blütenständen. Diese sind von einer – oft stachelig beschuppten – **Cupula** umgeben	Keine Cupula
Blätter	wechselständig, mit hinfälligen Nebenblättern	
Pflanze	Holzpflanzen mit sekundärem Dickenwachstum	
N-Transport in Leitungsbahnen	wie üblich als Asparagin und Glutamin	vorwiegend als **Citrullin**



Citrullin

1. *Familie:* **Fagaceae** (600), Buchengewächse. Die Familie stellt zweifellos einen alten, natürlichen Formenkreis dar und umfaßt ausschließlich Holzgewächse. Im Unterschied zu den Betulaceen sind die weiblichen Blüten der Fagaceen 3-zählig und ihre Früchte bzw. Fruchtstände werden von einem beschuppten oder bestachelten Achsenbecher (Cupula) umhüllt. Weitere Kennzeichen sind dem Bauplan (S. 138) und den Angaben zur Ordnung zu entnehmen.

Viel untersucht sind die Gerbstoffe der Familie. In den früher technisch genutzten, heute auch als Gerbstoffdrogen nur noch eine bescheidene Rolle spielenden Blättern, Früchten und Rinden kommen neben Gallussäureestern überwiegend Ellagitannine und kondensierte Gerbstoffe vor. Besonders hoch ist der Gerbstoffgehalt in den als Gallen bezeichneten Wachstumsabnormitäten, der bis zu 75% betragen kann und fast ausschließlich aus Gallotannin besteht (Acidum tannicum; «Tannin»). Verbreitet sind auch die polyphenolischen Vorstufen dieser Gerbstoffe.

Anklänge an zwitterblütige und zoogame Pflanzen zeigt die Edelkastanie *Castanea sativa* des Mittelmeergebietes durch ein rudimentäres Gynoeceum in den männlichen Blüten bzw. Insektenbestäubung neben Windbestäubung; kleine Käferarten werden durch den Trimethylamin-Geruch der männlichen Blüten angelockt und dort mit dem schwach klebrigen Pollen beladen. Die Früchte (geröstet: Maronen) stehen zu dritt in der Cupula (Abb. 72 A). Verwendung der Blätter als Gerbstoffdroge. In der Rinde Hamamelitannin (vgl. Hamamelidaceae).

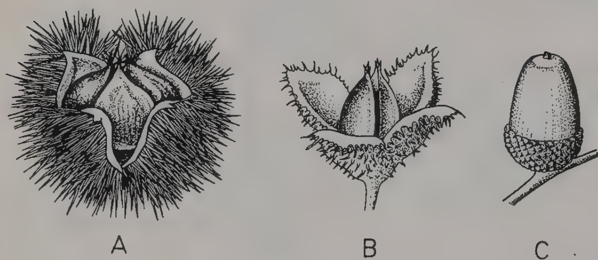


Abb. 72: Cupula-Früchte der Fagales: A *Castanea sativa.* B *Fagus sylvatica.* C *Quercus robur* (½ ×).

Die Rotbuche *Fagus sylvatica* ist ein bestandsbildender Baum des subatl.-submedit. Mitteleuropa. Jeweils 2 einsamige Früchte («Bucheckern») in der Cupula (Abb. 72 B). Sie enthalten im großen Embryo bis zu 46% fettes Öl, das zu 80–90% aus Glyzeriden der Öl- und Linolsäure besteht und zu Speisezwecken hervorragend geeignet ist.

Die Gattung *Quercus,* Eiche, enthält als gattungsspezifischen Inhaltsstoff den Cyclit Quercitol. In Mitteleuropa kommen die Stieleiche (*Quercus robur*) und die Traubeneiche (*Quercus petraea*) vor (Abb. 73), deren Rinde (von Zweigen und jüngeren Stämmen) als Gerbstoffdroge genutzt wird.

Im submediterranen Raum findet man die Flaumeiche (*Quercus pubescens*), im mediterranen Raum die immergrüne Steineiche (*Quercus ilex*), die niedrigbuschige Kermeseiche (*Quercus coccifera*) und die westliche (Spanien, Portugal) Korkeiche (*Quercus suber*).

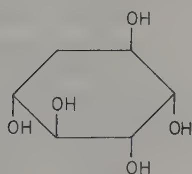
Zur Gewinnung des technisch genutzten Korks werden die nach Entfernung des ursprünglichen Periderms («Jungfernrinde») sich neubildenden Korkschichten alle 10 Jahre geschält. Die Korkplat-



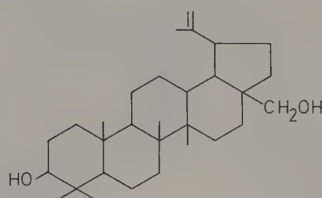
Abb. 73: Fruchtende Sprosse einheimischer Eichen. A *Quercus robur* (Stieleiche). B *Quercus petraea* (Traubeneiche). (½ ×).

ten werden mit Wasser ausgekocht; beim anschließenden Lagern überziehen sie sich mit einem Schimmelrasen. Aus den in Streifen geschnittenen Platten werden dann z. B. Korken gebohrt, die für kurze Zeit in chlorhaltige Bleichbäder eingebracht und anschließend mit Oxalsäure behandelt und gewaschen werden.

Aus dem im Kork enthaltenen Lignin entstehen bei der Chlorbehandlung chlorierte Phenole, die unter bestimmten Bedingungen durch Pilze zu den entsprechenden Anisolen methyliert werden können. So kann als eine charakteristische Komponente bei «Weinen mit Korkgeschmack» das sehr geruchsintensive 2,4,6-Trichloranisol entstehen.



Quercitol



Betulin

2. *Familie:* **Betulaceae** (100), Birkengewächse. Sie haben oft 2-zählige Blüten; der Fruchtknoten aus 2 Fruchtblättern wird auch hier zu einer einsamigen Nuß. Sie sitzt in der Achsel von z. T. schuppenförmigen, mehr oder weniger miteinander verwachsenen Deck- und Vorblättern, die bei der Hainbuche an der abfallenden Frucht verbleiben und als Flugorgan zur Verbreitung beitragen.

Während die Gerbstoffe der Familie im Vergleich zu denen der Fagaceae wenig untersucht sind, ist man über die flavonoiden Verbindungen gut unterrichtet. Die Hauptblattflavone sind fast immer Hyperosid (Quercetin-3-galaktosid) oder Myricitrin (Myricetin-3-rhamnosid), die eigenartigerweise nie gemeinsam auftreten. Bei *Alnus* und verschiedenen *Betula*-Arten (die Blattdroge ist als Diureticum im Gebrauch) herrscht Hyperosid vor (ca. 80% der Gesamtflavonoidfraktion), bei den meisten *Corylus*-Arten dagegen ist Myricitrin das Hauptflavonoid.

In Bruchwäldern gedeiht die Schwarzerle (*Alnus glutinosa*), die im Norden Europas und im Gebirge durch die Grauerle (*A. incana*) ersetzt wird. Nahe der alpinen Waldgrenze findet sich statt Krummholz an feuchteren (bodensauren) Orten das Grünerlengebüsch (*A. viridis*). Alle Erlen beherbergen N-fixierende Actinomyceten in Wurzelknöllchen.

Betula pendula (Warzen-Birke; Abb. 74) und *B. pubescens* (Moorbirke) sind anspruchslose Baumarten bodensaurer Standorte. Der Schwerpunkt ihrer Verbreitung liegt in Eichen-Birken-Wäldern und nordischen Nadelwäldern. Nach dem Rückzug des Eises leiteten sie in Westeuropa die spätglaziale Bewaldung ein. Eine knorrige Form der *B. pubescens* (*B. «tortuosa»*) bildet in Nordeuropa den subalpinen, obersten Waldgürtel. Die kleine nordische Zwergbirke (*B. nana*) kommt als Eiszeitrelikt vereinzelt auch in Mooren Mitteleuropas vor.

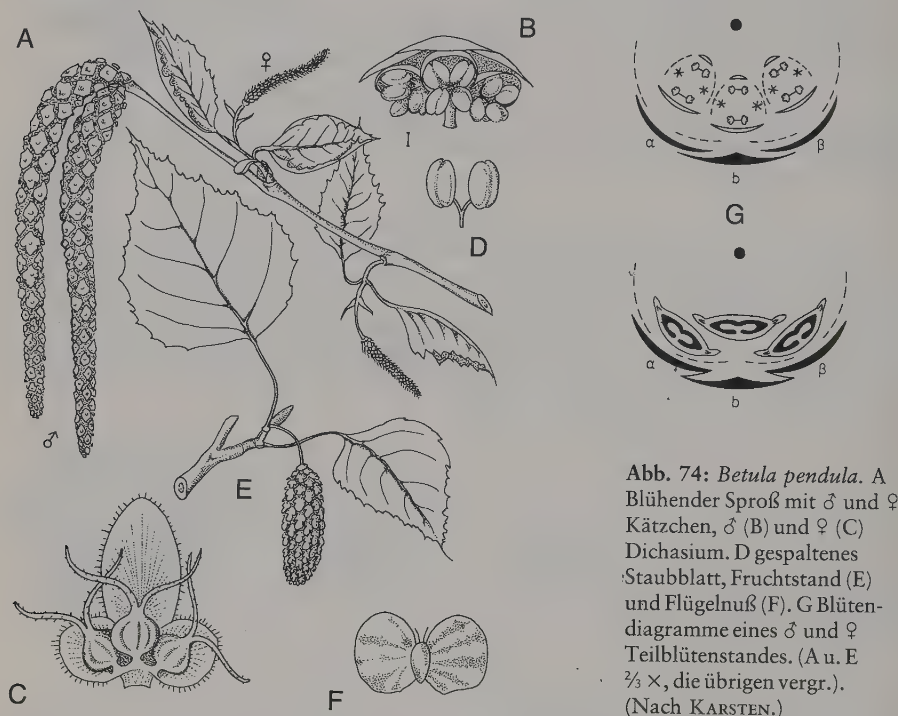


Abb. 74: *Betula pendula.* A Blühender Sproß mit ♂ und ♀ Kätzchen, ♂ (B) und ♀ (C) Dichasium. D gespaltenes Staubblatt, Fruchtstand (E) und Flügelnuß (F). G Blütendiagramme eines ♂ und ♀ Teilblütenstandes. (A u. E ⅔ ×, die übrigen vergr.). (Nach KARSTEN.)

Die Weißfärbung der Borke vieler Birken beruht auf dem Gehalt an Betulin, einem Triterpen. Es findet sich bis zu 25% in der weißen Borke von *Betula pendula.*

Bei dem einheimischen Haselstrauch (*Corylus avellana*) sind wie bei anderen *Corylus*-Arten auch die kurzen, ♀ Blütenstände von Knospenschuppen umhüllt; nur die roten Narben sind sichtbar. Die reifen Samen enthalten in ihrem großen Embryo über 60% fettes Öl, das überwiegend aus Glyzeriden der Ölsäure besteht.

Das auffällige Haselpollenmaximum der frühen Wärmezeit (ca. 6000 v. Chr.) wird zwar kaum anthropogen erklärt werden können, durch Funde von Haselnußresten in mesolithischen Siedlungen hat man jedoch das Sammeln zu Nahrungszwecken seit frühester Zeit nachweisen können.

Als weitere bekannte Vertreter der Betulaceen sind schließlich die mitteleuropäische Hainbuche *Carpinus betulus* sowie die submediterrane Hopfenbuche *Ostrya carpinifolia* zu nennen.

Arznei- und Nutzpflanzen der Fagales

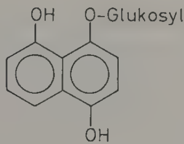
Fagaceae. *Castanea sativa* Mill. (Folia Castaneae; Eßkastanien = Maronen), *Quercus robur* L. u. a. Arten (Cortex Quercus), *Quercus infectoria* Oliv. (ostmediterrane Galleiche) (Gallae; Türkisches Tannin), *Quercus suber* L. (Kork).

Betulaceae. *Betula*-Arten (Folia Betulae), *Corylus avellana* L. (Haselnüsse).

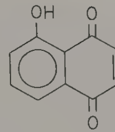
4. Ordnung: Juglandales

Einzige Familie: **Juglandaceae** (50). Ebenfalls kätzchenblütige Holzpflanzen. Ihre Blätter sind unpaarig gefiedert. Übereinstimmungen mit den vorigen Ordnungen bestehen durch das Vorkommen von Polyphenolen und Gerbstoffen. Mit den Betulaceae haben sie das Vorherrschen von Citrullin im N-Transport gemeinsam.

Für die Juglandaceae selbst ist das Chinonvorkommen bezeichnend. Die Schwarzfärbung absterbender Organe wie auch die phytotoxische («Hemmstoff»-)Wirkung des Traufen-Wassers geht auf das Naphthochinonderivat Juglon bzw. das genuine Hydrojuglon-β-glukosid zurück.



Hydrojuglon ß-Glykosid



Juglon

Die Walnuß *Juglans regia* stammt aus dem östl. Mittelmeergebiet. Ihre «Nüsse» sind Steinfrüchte, deren Steinkern sich bei der Keimung längs einer vorgebildeten Trennungslinie öffnet, die senkrecht zu der Verwachsungsnaht der Fruchtblätter steht. Das harte Endokarp umschließt einen Embryo mit großen, gelappten Keimblättern, dem sich eine häutige Samenschale anschmiegt. Das aus 2 Karpellen verwachsene Gynoeceum ist am Grunde durch echte Scheidewände zweifächerig; senkrecht dazu verlaufen unechte Scheidewände, denen sich der kompliziert gelappte Embryo einpaßt. Er ist ebenso reich an fetten Ölen (bis über 60%) wie der der Haselnüsse. Die Blätter der Walnuß werden als Gerbstoffdroge verwendet.

Bei uns gepflanzte Bäume sind die nordamerikanischen *Carya*-Arten (Hickory) und *Juglans nigra* sowie die Kaukasische Flügelnuß, *Pterocarya fraxinifolia*.

Arznei- und Nutzpflanzen der Juglandales

Juglandaceae. *Juglans regia* L. (Folia Juglandis; Walnüsse), *Carya illinoensis* K. Koch (Hickorynüsse).

5. Ordnung: Myricales

Einzige Familie: **Myricaceae** (50), deren chemische Merkmale – reichliches Vorkommen von Polyphenolen und Triterpenen – ihre Eingliederung in die Hamamelididae rechtfertigen. In atl.-subatl. Mooren und Heiden ist der an ätherischem Öl reiche Gagelstrauch, *Myrica gale*, verbreitet. Im Norden dienten Gagelblätter bis ins ausgehende Mittelalter anstelle von Hopfen als Würze zum Bierbrauen («Grutbier»). Sie sind heute noch in manchen dänischen Schnapskräutermischungen enthalten.

6. Ordnung: Casuarinales

Die **Casuarinaceae** (45) haben ihr Verbreitungszentrum in Australien und Neukaledonien. Die Bäume haben schachtelhalmartige Rutenzweige und kätzchenartige (♂) bzw. zapfenartige (♀)

Blütenstände. Ihre eingeschlechtigen, stark reduzierten Blüten wurden nach der Pseudanthientheorie als besonders ursprünglich gedeutet.

Literatur Hamamelididae

ABBE, E. C.: Flowers and inflorescences of the «Amentiferae». Bot. Rev. 40: 159–261, 1974.

BRUNNER, F. and D. E. FAIRBROTHERS: Serological investigation of the Corylaceae. Bull. Torrey Bot. Club 106: 97–103, 1979.

ENDRESS, P. K.: Evolutionary trends in the Hamamelidales-Fagales-group. Plant. Syst. Evol. Suppl. 1: 321–347, 1977.

ENDRESS, P. K.: Blütenontogenese, Blütenabgrenzung und systematische Stellung der perianthlosen Hamamelidoideae. Bot. Jahrb. Syst. 100: 249–317, 1978.

GOLDBLATT, P. and P. K. ENDRESS: Cytology and evolution in Hamamelidaceae. J. Arnold Arbor. 58: 67–71, 1977.

HESSE, M.: Entwicklungsgeschichte und Ultrastruktur von Pollenkitt und Exine bei nahe verwandten entomophilen Sippen: Ranunculaceae, Hamamelidaceae, Platanaceae und Fagaceae. Plant. Syst. Evol. 130: 13–42, 1978.

MANNING, W. E.: The classification within the Juglandaceae. Ann. Missouri Bot. Gard. 65: 1058–1087, 1978.

MEARS, J. A.: Chemical constituents and systematics of Amentiferae. Brittonia 25: 385–394, 1974.

PETERSEN, F. P. and D. E. FAIRBROTHERS: Serological investigation of selected amentiferous taxa. Syst. Bot. 4: 230–241, 1979.

TANNER, H.: Korkgeschmack im Wein. Naturwiss. Rdschau 36: 524–527, 1983.

THORNE, R. F.: The «Amentiferae» or Hamamelidae as an artificial group: a summary statement. Brittonia 25: 395–405, 1974.

Unterklasse: Rosidae

Die Rosidae sind mit ungefähr 50000 Arten die umfangreichste Unterklasse der Angiospermen und erreichen damit in ihrer Zahl die Gesamtheit der monocotylen Pflanzen (Liliatae). Ihre Merkmalsausbildung ist weder als besonders ursprünglich (wie bei den Magnoliidae) noch als ausgesprochen abgeleitet (wie bei den Asteridae) zu betrachten; Dialypetalie herrscht vor. Wichtige Unterscheidungsmerkmale zu den ähnlichen Dilleniidae sind auf S. 205 zusammengestellt.

Die Rosidae lassen sich weiter gliedern (Abb. 75), und zwar in die

- relativ ursprünglichen (1) Saxifragales und
- die davon gern abgeleiteten (2) Rosales und (3) Fabales mit ihrem oft komplex-polymeren Androeceum,
- die eigenständigen (4) Proteales mit unsicheren Verwandtschaftsbeziehungen,
- (5) Myrtales; auch hier ist die Blüte meist polyandrisch, der Blütenboden oft becherförmig vertieft,
- (6) Rutales, (7) Sapindales, (8) Polygalales und (9) Geraniales, die man zur Überordnung Rutanae zusammenfaßt; hier sind die Blütenböden oft verbreitert und Diskusbildungen häufig.
- Noch stärker abgeleitet sind die (10) Celastrales, (11) Rhamnales und (12) Santalales.
- An die doldenblütigen (13) Araliales lassen sich die Asteridae anschließen.

1. Ordnung Saxifragales

Die Saxifragales gelten unter den Rosidae als ursprünglich. Das zeigt sich besonders im Gynoeceum: die Fruchtblätter sind in manchen Familien noch z. T. frei (chorikarp)

Abb. 75: Die wichtigsten Ordnungen bzw. Überordnungen der Rosidae und ihre mutmaßlichen Verwandtschaftsbeziehungen. An die Araliales Anschluß der Asteridae (S. 191).

oder nur im unteren Teil miteinander verwachsen (immer freie Griffel, die Früchte jedoch selten balgfruchtartig). Vgl. im übrigen den Bauplan S. 146.

Von den Rosales und Fabales unterscheiden sie sich u. a. durch fehlende Nebenblätter. Gemeinsamkeiten bestehen in chemischer Hinsicht im verbreiteten Vorkommen von Gerbstoffen verschiedenen Typs, wenn auch hohe Gerbstoffgehalte unter den Saxifragales spärlich sind.

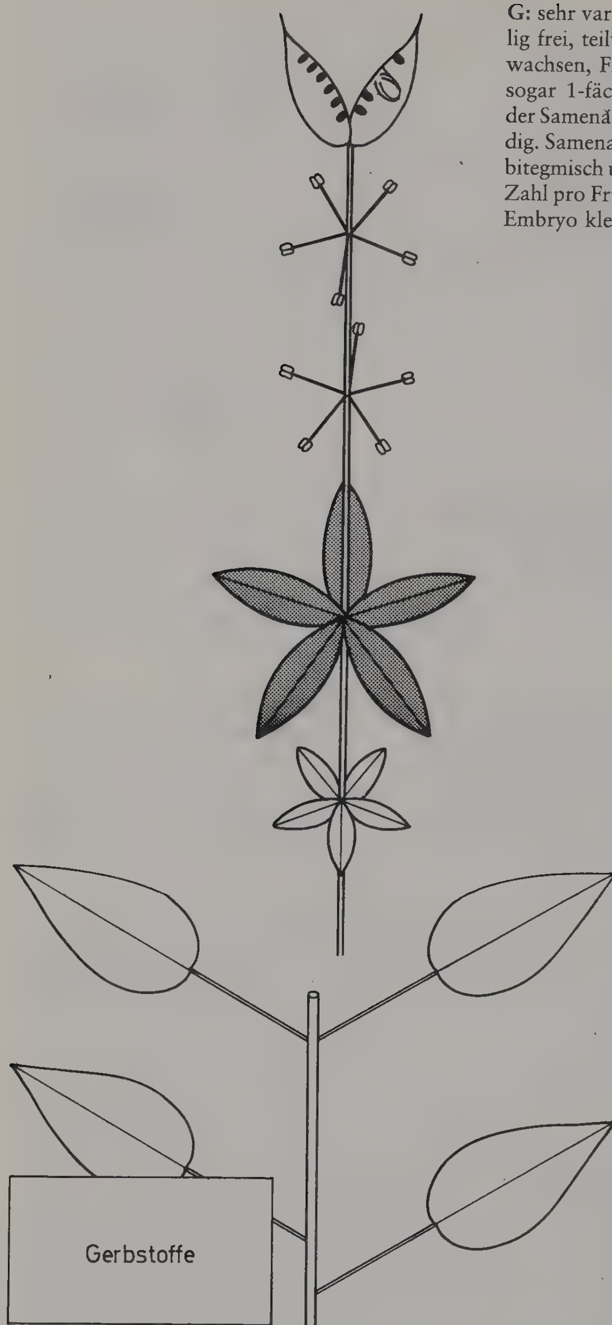
Die wichtigsten Familien:

1. *Familie:* **Cunoniaceae** (350). Holzpflanzen der Südhemisphäre.

2. *Familie:* **Grossulariaceae** (150). Holzpflanzen mit wechselständigen Blättern. Fruchtknoten immer unterständig, aus 2 Fruchtblättern verwachsen. Beerenfrüchte (Abb. 76 D). Einzige Gattung *Ribes:* Frühblühende Zier- und Obststräucher, wie *R. uva-crispa* (Stachelbeere), *R. nigrum* (schwarze Johannisbeere, mit viel Vitamin C), *R. rubrum* agg. (Stammpflanze der roten und weißen Johannisbeere).

3. *Familie:* **Crassulaceae** (1400), Dickblattgewächse. Kräuter; mit einer meist typisch 5-zähligen Blüte: K5 C5 A5+5 G$\underline{5}$. Fruchtknoten oberständig und ± frei. Zu den Dickblattgewächsen gehören *Sedum* (Fetthenne, z. B. *Sedum acre,* der scharfe Mauerpfeffer) sowie die tropischen, gern kultivierten Gattungen *Kalanchoë* (photoperiodische Versuchspflanze!) und *Bryophyllum* (Brutknospen!).

Die Crassulaceen haben wie auch andere sukkulente Pflanzen als Bewohner trockener Standorte einen den sog. C 4-Pflanzen zum Teil ähnlichen Stoffwechselweg entwickelt, durch den die tagsüber ablaufende Photosynthese sichergestellt wird, ohne daß gleichzeitig der Wasserhaushalt gefährdet ist (CAM = Crassulacean Acid Metabolism). Durch die nachts weit geöffneten Spaltöffnungen wird CO_2 aufgenommen, an PEP angelagert und in Malat überführt, das sich im dadurch saurer werdenden Zellsaft anreichert (pH6 $\rightarrow$ 4). Tagsüber werden die C_4-Säuren wieder decarboxyliert, so daß auch bei geschlossenen Spaltöffnungen genügend CO_2 für den Calvinzyklus bereitgestellt werden kann; der pH-Wert des Zellsafts steigt wieder: «diurnaler Säurerhythmus».



G: sehr variabel: Fruchtblätter (5-4-3)2; völlig frei, teilweise oder ganz miteinander verwachsen, Fruchtknoten dann gefächert oder sogar 1-fächerig mit parietaler Plazentation der Samenanlagen, oberständig bis unterständig. Samenanlagen meist anatrop, fast immer bitegmisch und crassinucellat, meist in großer Zahl pro Fruchtblatt. Samen mit Endosperm; Embryo klein.

A: meist 5 + 5 und dann vielfach obdiplostemon

C: meist 5

K: meist 5

Bl: gegen- oder wechselständig, ohne Nebenblätter

Pfl: Holzpflanzen oder – meist – Kräuter, Tracheen der Holzpflanzen meist mit leiterförmiger Perforation

Bauplan der Saxifragales

Im Kohlenhydratstoffwechsel fällt die Akkumulation von Sedoheptulose auf (auch bei manchen Saxifragaceen).

Ein weiteres Familienmerkmal ist das verbreitete Auftreten von Piperidin-Alkaloiden. Es handelt sich um α-(α'-)substituierte Verbindungen (vgl. Lobelia-Punica-Alkaloide!). Sedamin kommt häufig als Hauptalkaloid vor.

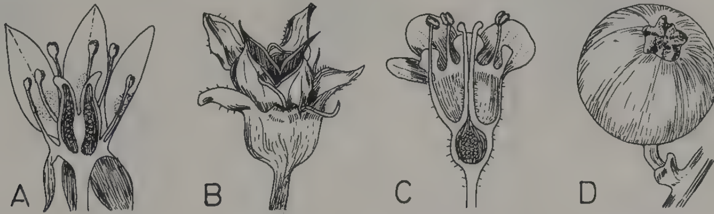
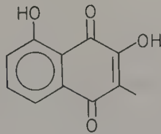
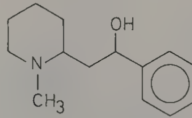


Abb. 76: Blüten und Früchte der Saxifragales: A–B Saxifragaceae. A *Saxifraga stellaris,* Blüte (2,5 ×). B *Saxifraga caespitosa,* Kapsel mit Kelch (3 ×). C–D Grossulariaceae: C *Ribes uva-crispa,* Blüte (2,5 ×). D *Ribes rubrum,* Beere (2 ×). (Nach FIRBAS.)

4. *Familie:* **Saxifragaceae** (700), Steinbrechgewächse. Kräuter mit zumeist nur noch 2 Fruchtblättern, die ± tief in den Blütenboden eingesenkt und ± hoch miteinander verwachsen sind (Abb. 76); Griffel aber regelmäßig frei. Einheimisch an nassen Waldstellen *Chrysosplenium* (Milzkraut), besonders im Hochgebirge *Saxifraga* (Steinbrech). Zierpflanzen: *Astilbe, Bergenia* (mit arbutin- und gerbstoffreichen Blättern), *Heuchera* (Nordamerika).

5. *Familie:* **Droseraceae** (90), Sonnentaugewächse. Insektenfangende Kräuter (Abb. 77), deren Drüsensekrete proteolytische Enzyme enthalten. Blätter rosettig, meist mit Nebenblättern. Kapselfrüchte. Chemisch sind die Droseraceae durch das allgemeine Vorkommen von Derivaten des p-Naphthochinons, z. B. Droseron, gekennzeichnet. Es bestehen formalchemisch Beziehungen zum Vitamin K; die Biogenese erfolgt aus aktivierten Acetateinheiten («Acetogene»).





Droseron Sedamin

Die 3 europäischen Sonnentau-Arten *Drosera rotundifolia, D. intermedia* und *D. anglica* haben ihre Hauptverbreitung auf den extrem N-armen Hochmooren. Ihre Stickstoffversorgung ist durch die besondere Einrichtung des Tierfanges sichergestellt.

Extrakte von *Drosera rotundifolia* werden als Antitussivum, speziell als Mittel gegen Keuchhusten verwendet. Im Handel ist als Droge vielfach das Kraut von *Drosera ramentacea* (Madagaskar, Ostafrika).

Arznei- und Nutzpflanzen der Saxifragales

Droseraceae: *Drosera*-Arten (Herba Droserae; Extr.).

Crassulaceae: *Sedum reflexum* L. (Isocitronensäure u. a. organ. Säuren als würzende Inhaltsstoffe).

Grossulariaceae: *Ribes uva-crispa* L. (Stachelbeere), *R. rubrum* L. (Rote Johannisbeere), *R. nigrum* L. (Schwarze Johannisbeere).



Abb. 77: *Drosera rotundifolia* (1 ×; nach Kny.)

2. Ordnung: Rosales

Zu den Rosales stellen wir nur die Familie der **Rosaceae** (3000, davon – ohne die Kleinarten der Gattungen *Alchemilla, Rosa* und *Rubus* – ca. 100 einheimisch). Es handelt sich um Holzpflanzen oder Kräuter mit wechselständigen und oft zusammengesetzten Blättern. Die Staubblätter einer Blüte sind in größerer Zahl vorhanden: auch in dem – im übrigen sehr verschiedenartig gestalteten – Gynoeceum kommt Polymerie vor. Da die Fruchtblätter zudem vielfach frei sind (sogar Balgfrüchte kommen vor!), sah man in den Rosales eine primitive Formengruppe mit unmittelbarem Anschluß an die «Polycarpicae». Heute werden die Rosales (mit Fabales, Saxifragales) als ursprüngliche Gruppen eines eng mit den Hamamelididae verknüpften Stammes angesehen. Die komplexe Polyandrie der Rosales muß wohl als abgeleitet gedeutet werden, und auch das Inhaltsstoffmuster an sekundären Pflanzenstoffen ist von dem der äußerlich manchmal ähnlichen Magnoliidae (vgl. *Potentilla* – *Ranunculus*) grundverschieden.

Die Unterfamilien der Spiraeoideae, Rosoideae, Maloideae und Prunoideae bringen insbesondere die Variabilität des Gynoeceums deutlich zum Ausdruck (Abb. 78).

Die **Spiraeoideae** sind durch vielsamige Balgfrüchte gekennzeichnet. – Viel gepflanzte Ziersträucher: *Spiraea*- und *Sorbaria*-Arten.

Die balgartigen, einsamigen Früchte von *Filipendula* öffnen sich bei der Reife nicht mehr und vermitteln so zu den Fruchtformen der **Rosoideae** (einsamige Schließfrüchte).

Rosoideae

Agrimonia Filipendula Potentilla Fragaria Rosa Rubus

Prunus Spiraea Cydonia Malus Mespilus Crataegus

Prunoideae Spiraeoideae Maloideae

Abb. 78: Die Unterfamilien der Rosaceen und die Progressionsreihen ihrer Fruchtformen. Achsengewebe gerastert, Samen schwarz; z. T. etw. schematisiert.



Abb. 79: *Potentilla erecta* (Rosaceae). (½ ×; nach H. Weber.)

Die Zahl der Fruchtblätter, d. h. der Einzelfrüchte/Blüte ist beim Fingerkraut (*Potentilla*, Abb. 79), bei der Silberwurz (*Dryas;* Leitfossil der spätglazialen Tundra Mitteleuropas), Nelkenwurz (*Geum*) u. a. stark vermehrt. Bei der Erdbeere (*Fragaria*) ist die Blütenachse fleischig verdickt, bei der Rose (*Rosa*) krugförmig vertieft. Die Sammel-Steinfrüchte der Brombeere, Himbeere, Moltebeere (*Rubus*) werden wegen des fleischigen Mesokarps gesammelt. Nur 2 oder 1 einsamige, zur Fruchtreife von dem erhärteten Blütenbecher fest umschlossene Nüßchen findet man bei dem Frauenmantel (*Alchemilla*), Wiesenknopf (*Sanguisorba*) und Odermennig (*Agrimonia*); hierher gehört auch *Hagenia abyssinica,* die Stammpflanze der Koso-Blüten.

Während in allen übrigen Unterfamilien der Fruchtknoten fast stets ± mittelständig ist, ist die Unterfamilie der **Maloideae** durch einen unterständigen Fruchtknoten ausgezeichnet. Ein – vielfach saftiges – Achsengewebe hat die Fruchtblätter (= das Kerngehäuse) umwachsen. Die 5 vielsamigen Karpelle der Quitte (*Cydonia*) zeigen noch enge Beziehungen zu den Spiraeoideae auf. Bei Apfel und Birne (*Malus, Pyrus*) ist die Zahl der Samen schon geringer. Sie ist bei der Mispel (*Mespilus*) auf 1 Samen/Fruchtblatt reduziert; statt des pergamentartigen Gehäuses ist hier eine Sklerenchymatisierung zum Steinkern eingetreten. Beim Weißdorn (*Crataegus*) ist schließlich auch eine Reduktion der Zahl der Karpelle erfolgt.

	Spiraeoideae	Rosoideae	Maloideae	Prunoideae
Habitus	Holzpflanzen oder Kräuter	oft Kräuter	Holzpflanzen	Holzpflanzen
Gynoeceum	mittelständig	ober-, mittel-, unterständig	unterständig	mittelständig
Karpelle/Blüte	(8-) 5 (-1)	5 ↗ ∞, 5 ↘ 1	5→1	1
Samen/Karpell	viele	1	viele→1	1 (2)
Frucht	Balgfrucht, Sammelbalgfrucht	Nüßchen, Sammelnüßchen, Sammelsteinfrucht; keine Beeren!!	Kernapfelfrucht, Steinapfelfrucht	Steinfrucht
Obstform	–	«Beeren»obst	Kernobst	Steinobst
Sorbitol	meist +	meist –*	+	+
Ellagsäure	–	+	–	–
Tormentol	–	+	+	–
Cyanogene Verb.				
a) in Samen (Amygdalin)	–	–	meist +	+
b) in Sproß und Wurzel (Prunasin)	oft + (?)	–	meist +	+

* Sorbitol nur in den Triben Adenostomeae, Dryadeae (z. B. Spuren in *Dryas octapetala*) und Kerrieae (z. B. *Kerria japonica*)

G: sehr variabel, alle Übergangsformen zwischen

- Karpelle ∞ → 1
- Samenanlagen ∞ → 1
- Fruchtkn. (o)m(u)ständig
- Einzelfrüchte u. Sammelfrüchte mit diversen resultierenden Fruchtformen (Abb. 78), bei denen der Blütenbecher bzw. Achsengewebe beteiligt sein kann. Samenanlagen crassinucellat, bi- oder unitegmisch. Reife Samen in der Regel ohne Endosperm.

A: Staubblätter regel- oder unregelmäßig vermehrt (oft ca. 20), in 2 bis mehreren Kreisen; selten in reduzierter Zahl.

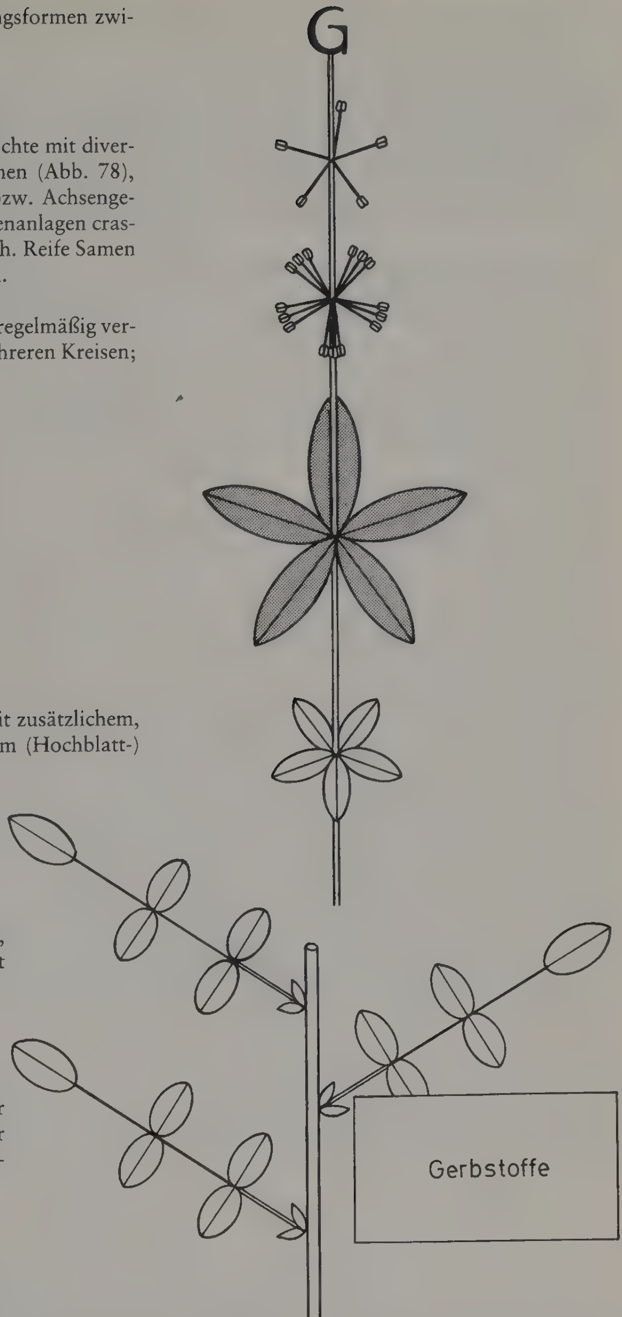
C: fast immer 5

K: fast immer 5, bisweilen mit zusätzlichem, gleichzähligem, alternierendem (Hochblatt-) Außenkelch.

Blü: radiärsymmetrisch

Bl: wechselständig, gefiedert, gefingert oder einfach, meist mit Nebenblättern.

Pfl: Bäume, Sträucher oder Kräuter, besonders auf der Nordhalbkugel reich entwikkelt.



Bauplan der Rosales

Die **Prunoideae** liefern mit Kirsche, Pflaume, Aprikose, Pfirsich das sogenannte Steinobst, einsamige Steinfrüchte.

Viele der aufgeführten Obstbäume haben ihre Heimat im Raum Vorderasien bis China, nur der Apfel (*Malus domestica*), die Birne (*Pyrus communis*) und die Süßkirsche (*Prunus avium*) haben in Mitteleuropa Wildformen, die nachweislich schon seit der jüngeren Steinzeit genutzt wurden.

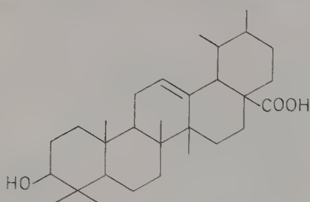
Die wichtigsten morphologischen und chemischen Unterscheidungsmerkmale zwischen den Unterfamilien sind in der Tabelle S. 150 zusammengestellt.

Chemische Charakteristika der Rosaceae:

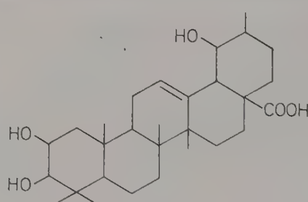
a) **Gerbstoffe:** Die Rosaceae sind eine typische Gerbstoffamilie. Praktisch alle Vertreter enthalten – z. T. in beachtlicher Menge – Gerbstoffe, diffus im Gewebe verteilt oder auch in Gerbstoffidioblasten. Es handelt sich vor allem um kondensierte («rotbildende») Gerbstoffe, bei den Rosoideae werden aber auch reichlich Gallo- und Ellagitannine akkumuliert. Weit verbreitet kommen in der Familie die mono- oder dimeren polyphenolischen Vorstufen wie Catechine und Procyanidine ebenso wie Flavonolglykoside (des Kämpferols und Quercetins) vor. Ellagsäure fehlt bei Spiraeoideae, Maloideae und Prunoideae gänzlich.

Bei arzneilich genutzten Rosaceae herrschen Gerbstoffdrogen vor: Das Rhizom von *Potentilla erecta*, die Blätter von *Rubus fruticosus* agg., der Brombeere (z. T. auch fermentiert als Ersatz des schwarzen Tees im Handel), das Kraut von *Agrimonia eupatoria*, dem Odermennig und *Alchemilla vulgaris* agg., dem Frauenmantel. Procyanidine sind neben Flavonoiden diejenigen Inhaltsstoffe des Weißdorns (*Crataegus*-Arten), die als Wirkstoffe der zahllosen, bei Altersherzbeschwerden empfohlenen Arzneipräparate angesehen werden.

b) **Triterpene und Saponine:** pentazyklische Triterpene wie Oleanolsäure und Ursolsäure sind in der Familie als Bestandteile der Cuticularwachse verbreitet, in Rinden oftmals auch Triterpenalkohole (Lupeol, Betulin). Neben freien Triterpensäuren sind solche, die über die COOH-Gruppe mit Zuckern verestert sind, für die Rosaceae typische Inhaltsstoffe («Pseudosaponine»). Eine charakteristische Verbindung (die allerdings bei den Spiraeoideae und Prunoideae fehlt) ist das Pseudosaponin Tormentol (Tormentosid), bei dem Tormentillsäure mit 2 Mol. Glukose verestert ist. Aber auch echte Saponine (OH-Gruppe am C_3 glykosidiert) sind nicht selten. Eine altbekannte Saponindroge ist z. B. die Rinde von *Quillaja saponaria* (Seifenrinde). Sie ist wegen schleimhautreizender (Saponin-) Wirkungen auch Bestandteil von Niespulvern gewesen.



Ursolsäure



Tormentillsäure

c) **Samenöle:** Die Samen der Rosaceae sind fast stets stärkefrei. Stattdessen werden Eiweiß und fettes Öl gespeichert. Geschätzt wird z. B. das aus bitteren Mandeln gepreßte (sehr teure) Mandelöl in der Kosmetik.

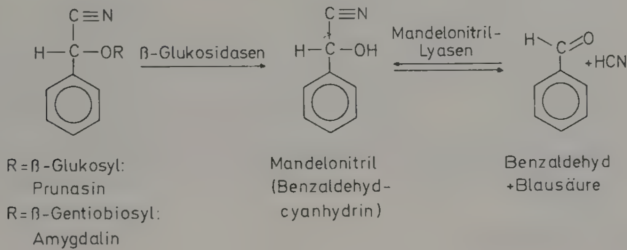
d) **Cyanogene Verbindungen:** Das Prunasin der vegetativen Pflanzenteile und das Amygdalin der Samen gelten als Charakterstoffe der Familie, sind jedoch nach unseren

heutigen Kenntnissen auf die Maloideae, Prunoideae und möglicherweise Spiraeoideae beschränkt.

Amygdalin ist in den bitteren Mandeln, den Samen von *Prunus dulcis var. amara,* dem Mandelbaum zu 3–8% enthalten. Pro Mandel kann durch Spaltung des cyanogenen Glykosids bis zu 1 mg Blausäure entstehen, so daß bei kleineren Kindern bereits wenige Mandeln zu gefährlichen Intoxikationen führen können. Die var. *dulcis* ist eine «süße», d. h. amygdalinarme Mutante.

Amygdalinpräparate werden – ohne daß bisher einwandfrei dokumentierte Erfolge nachgewiesen sind – auch zur Krebstherapie empfohlen («Nitrilosidtherapie»). Die Möglichkeit einer Blausäurevergiftung ist dabei nicht auszuschließen.

Pflanzen mit cyanogenen Glykosiden enthalten gleichzeitig die zur Spaltung erforderlichen Enzyme. Das aus Mandeln angereicherte Enzymgemisch enthält vorwiegend β-Glykosidasen und Mandelonitril-Lyasen und wird als Emulsin bezeichnet.



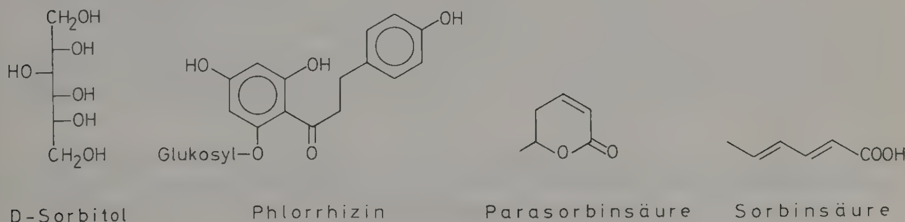
e) **Sorbitol:** Eine Besonderheit des Kohlenhydrat-Stoffwechsels vieler Rosaceen ist die Akkumulation von Sorbitol in Blättern und Früchten (z.B. von *Sorbus aucuparia,* der Vogelbeere). Lediglich bei den meisten Triben der Rosoideae fehlt Sorbitol gänzlich.

Der Sorbitolnachweis im Fruchtsaft des «Beeren»obstes – Himbeersaft, Brombeersaft – kann als Nachweis einer Verfälschung mit Apfel- oder Birnensaft gelten.

f) **Schleim:** Die Wände der Samenschalen-Epidermis sind bei den Maloideae ± stark verschleimt; das gilt insbesondere für die Quitte, *Cydonia oblonga.*

g) **Fruchtsäuren:** Äpfel-, Zitronen-, zum Teil auch Bernsteinsäure sind in Rosaceenfrüchten verbreitet. Das gilt auch für Ascorbinsäure (Vitamin C), die in höherer Konzentration in Hagebutten, den Sammel-Nußfrüchten z. B. von *Rosa canina* vorkommt. In der Droge bleiben allerdings nur noch Spuren erhalten.

Neben den für die Familie oder Unterfamilien typischen chemischen Merkmalen sind noch einige gattungsspezifische, pharmazeutisch interessante Verbindungen erwähnenswert: Die Blüten des Kosobaums (*Hagenia abyssinica*) enthalten bandwurmwirksame Phloroglucinderivate, weshalb die Droge (Flores Koso) früher als Anthelminthicum benutzt wurde. Arbutin (vgl. auch S. 245) ist ein charakteristischer Inhaltsstoff der Gattung *Pyrus* (Birne), fehlt aber der nahe verwandten Gattung *Malus* (Apfel) vollkommen. Bei dieser findet man andererseits das Phlorrhizin, ein Dihydrochalkon, das von toxikologischem Interesse ist (Phlorrhizin-Diabetes durch Vergiftung der Nierenphosphatase).



Wenn auch ätherisches Öl für die Rosaceae insgesamt nicht bezeichnend ist, so stammt doch ein sogar sehr wertvolles Öl aus dieser Familie: Das aus den Kronblättern von *Rosa*-Arten destillierte Rosenöl (Oleum Rosae).

Das Vorkommen der Parasorbinsäure* in den Früchten der Vogelbeere, *Sorbus aucuparia*, ist wegen ihrer stoffwechselphysiologischen Wirkungen interessant: Keimverzögerungen bei Samen, carcinogene Wirkung beim Menschen. Nach Aufspaltung des Lactonringes entsteht durch Wasserabspaltung die Sorbinsäure [= Hexadien-(2,4)-säure], die zur Nahrungsmittelkonservierung zugelassen ist. Reich an Sorbitol und Zuckern sind die Früchte von *Sorbus aucuparia* L. *var. edulis* der sog. süßen Eberesche.

Arzneipflanzen der Rosales

Rosaceae. *Agrimonia eupatoria* L. und *A. procera* Wallr. (Herba Agrimoniae), *Alchemilla vulgaris agg.* (Herba Alchemillae), *Crataegus*-Arten (Folia Crataegi c. flor.; Extr.), *Cydonia oblonga* Mill. (Semen Cydoniae), *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim. (Flores Spiraeae), *Fragaria vesca* L. (Herba Fragariae), *Hagenia abyssinica* Gmelin (Flores Koso), *Potentilla anserina* L. (Herba Anserinae), *Potentilla erecta* (L.) Räuschel (Rhizoma Tormentillae), *Prunus dulcis* (Mill.) D. A. Webb. *var. amara* (Oleum Amygdalarum; fettes Öl; bittere Mandeln; Amygdalin; Emulsin), *Prunus spinosa agg.* (Flores Pruni spinosae), *Quillaja saponaria* Molina (Cortex Quillajae, «Seifenrinde», «Panamaspäne»), *Rosa canina* L. u. a. Arten (Flores, Oleum Rosae; Fructus Cynosbati), *Rubus fruticosus agg.* (Herba, Folia Rubi fruticosi), *Rubus idaeus* L. (Folia, Sirupus Rubi idaei).

Obstpflanzen der Rosales

Rosaceae. *Cydonia oblonga* Mill. (Quitte), *Eriobotrya japonica* (Thunb.) Lindl. (Japanische Wollmispel), *Fragaria ananassa* Duch. u. a. Arten u. Hybriden (Gartenerdbeere), *Fragaria vesca* L. (Wald-, Monatserdbeere), *Malus sylvestris* Mill. (Apfel), *Mespilus germanica* L. (Mispel), *Prunus armeniaca* L. (Aprikose), *P. avium* L. (Süßkirsche), *P. cerasus* L. (Sauerkirsche), *P. domestica* L. *ssp. domestica* (Zwetschge), – *ssp. insititia* (Pflaume), – *ssp. syriaca* (Mirabelle), *P. persica* (L.) Batsch (Pfirsich, Heimat: China; entbitterte Samen zur Persipan-Herstellung), *P. spinosa agg.* (Schlehe), *Pyrus communis* L. (Birne), *Rubus chamaemorus* L. (Moltebeere, circumpolare Moore), *Rubus fruticosus agg.* (Brombeere), *Rubus idaeus* L. (Himbeere), *Sorbus aucuparia* L. *var. edulis* (Süße Eberesche).

3. Ordung: Fabales (= Leguminosae)

Bei den Fabales handelt es sich um Holzpflanzen oder Kräuter mit wechselständigen, meist gefiederten Blättern mit Nebenblättern. In vielem sind sie den Rosales ähnlich, unterscheiden sich aber vor allem durch die für sie so bezeichnende Hülsenfrucht (= Legumen). Sie ähnelt einer – vielsamigen – Balgfrucht, öffnet sich aber an Rückenseite und Bauchnaht.

Für die Leguminosen sind Wurzelknöllchen charakteristisch**, die aufgrund einer Infektion durch symbiotische Bakterien der Gattung *Rhizobium* entstanden sind. Wenn sich die Bakterien in vielgeformte Bakteroide umwandeln und die Wirtszellen sich durch Bildung des Pigments Leghämoglobin rot färben, setzt die durch das Nitrogenasesystem katalysierte N_2-Bindung ein. Bei feldmäßigem Anbau von Leguminosen kann über 200 kg Stickstoff pro ha und Jahr festgelegt werden.

An bemerkenswerten Inhaltsstoffen ist auch hier das reichliche Vorkommen von Gerbstoffen verschiedenen Typs erwähnenswert. Charakteristisch ist ferner das häufige

---

* = δ-Lacton der 5-Hydroxy-hexen(2)-säure; in der Pflanze in glykosidischer Bindung vorliegend (Parasorbosid).

** bei der Mehrzahl der Caesalpiniaceae jedoch fehlend.

G: monomer. Frucht meist eine vielsamige Hülse. Die Samen vieler Leguminosen mit weitgehend übereinstimmendem Bau: Die Samenschale ist außen in «Palisadenzellen» und «Trägerzellen» differenziert; sie umschließt einen großen Embryo. Ein Endosperm fehlt oder ist vorhanden, dann normalerweise schleimführend.

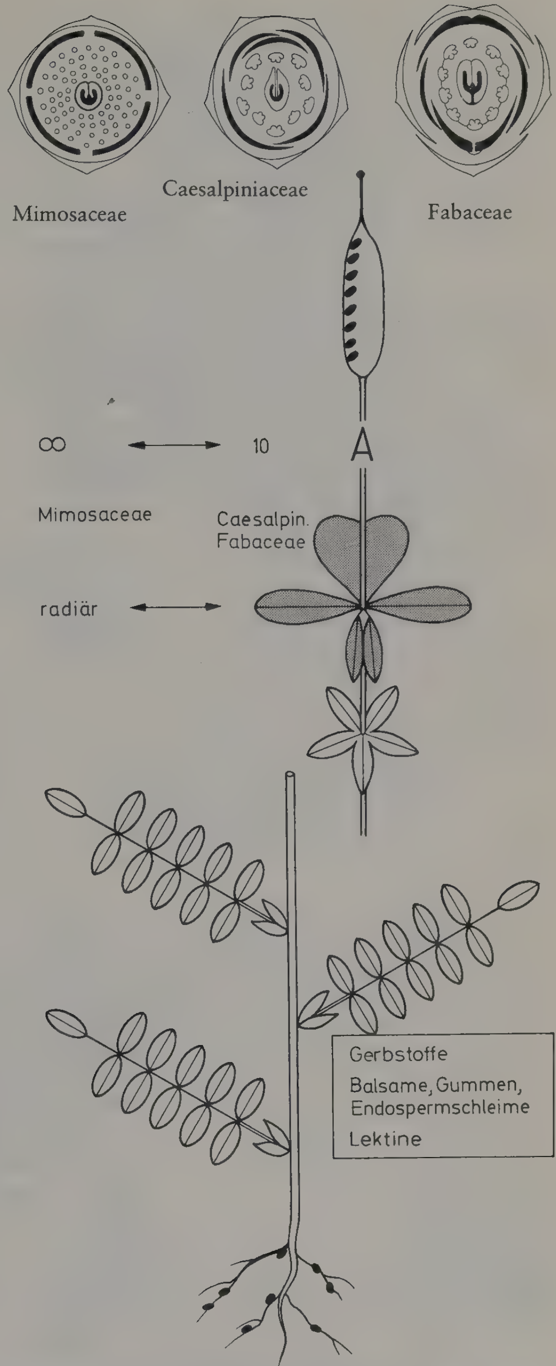
A: bei den Mimosaceae meist vermehrt, sonst oft regelmäßig 10-zählig. Filamente bei den Fabaceae weitgehend miteinander verwachsen, z. T. auch 1 Staubblatt frei.

C: meist 5, bei den Mimosaceae noch mit radiärer Symmetrie, bei Caesalpiniaceae und Fabaceae zunehmend zygomorph («Schmetterlingsblüte», Abb. 81).

K: meist 5, ± verwachsen.

Bl: meist wechselständig und gefiedert (→ dreizählig → einfach), selten ohne Nebenblätter.

Pfl: Holzpflanzen oder Kräuter. Tracheen immer mit einfacher Perforation. Meist mit Wurzelknöllchen.



Bauplan der Fabales, mit dem Blütendiagramm von *Acacia latifolia* (Mimosaceae), *Cercis siliquastrum* (Caesalpiniaceae) und *Vicia faba* (Fabaceae). (Nach Eichler).



Abb. 80: *Acacia catechu* (Mimosaceae). A Blühender Sproß (½ ×) und B Einzelblüte (5 x). (A nach BERG u. SCHMIDT, B nach BAILLON.)





Abb. 81: *Cassia angustifolia* (Caesalpiniaceae). Blühender Sproß, Hülse (beide ½ ×, nach BERG u. SCHMIDT) und Blüte (1 ×, Original).

Auftreten von Balsamen, Gummen sowie die Bildung von Schleimen und «Reservezellulosen» im Endosperm der Samen (vgl. S. 162). Lektine sind bei zahlreichen Vertretern der Fabales anzutreffen.

Über den Bauplan unterrichtet S. 155.

Von Ausgangsformen mit Saxifragales-artigen Blüten kann man sich die drei Familien der Fabales entstanden denken:

a) Reduktion des Perianths, kombiniert mit erhöhter Auffälligkeit der Filamente eines vielzählig gewordenen Androeceums: → Mimosaceae.

b) Allmählicher Übergang zur dorsiventralen Blüte in Anpassung an die bestäubenden Insekten: → Caesalpiniaceae → Fabaceae.

1. *Familie:* **Mimosaceae** (2000). Tropisch-subtropische Familie. Die radiären Blüten sitzen meist in dichten Blütenständen und fallen durch die langen, oft lebhaft gefärbten Filamente der in vermehrter Zahl gebildeten Staubblätter auf, wie bei den Akazien (Gattung *Acacia*) mit z. T. spreitenartig verbreiterten Blattstielen (Phyllodien). Ihre Blütenstände sind als «Mimosen» im Handel. *Mimosa pudica* ist ein pantropisches Unkraut mit reizbaren Blattpolstern am Grunde von Fiederchen, Fiedern und Blattstiel.

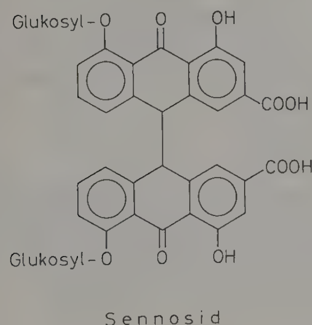
Verschiedene *Acacia*-Arten sind durch hohen Gehalt an kondensierten Gerbstoffen ausgezeichnet. Von *A. catechu* (Abb. 80) stammt die als «Katechu» bezeichnete gerbstoffhaltige Masse; die Rinden anderer Akazien spielen als Lieferanten technisch genutzten Gerbstoffs (z. B. die «Mimosenrinde» von den aus Australien stammenden Akazien *A. mearnsii* u. a. Arten) auch weltwirtschaftlich eine Rolle.

Nach Verletzung bilden sich – wie auch bei manchen Fabaceae und Rosaceae mitunter gummiartige, aus sauren Polysacchariden (mit Glukuronsäure im Molekül) bestehende Schleimmassen. Von *Acacia senegal* u. a. afrikanischen *Acacia*-Arten stammt das als «Gummi arabicum» bezeichnete, technisch als Klebe- und Verdickungsmittel, aber auch als Mucilaginosum gebrauchte Produkt; es besteht aus dem Ca-Salz der Arabinsäure, einem Polygalaktan mit verschiedenen anderen KH-Komponenten als Seitenketten.

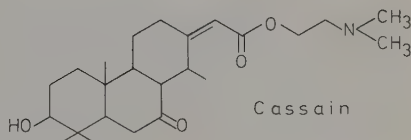
2. *Familie:* **Caesalpiniaceae** (2000). Tropisch-subtropische Holzpflanzen. Aufsteigende Knospendeckung der Krone, d. h. das innerste Kronblatt befindet sich – in Normallage – oben; Abb. 81.

Aufgrund des Vorkommens laxierend wirkender Anthraglykoside haben bestimmte *Cassia*-Arten («Sennespflanzen», Abb. 81) wirtschaftliche Bedeutung erlangt.

Die beiden wichtigsten, aus Ostafrika stammenden Arten sind die in Ägypten und dem Sudan gepflanzte *Cassia senna* (= *C.acutifolia,* liefert die «Alexandrinische» Droge) und die besonders in Südindien viel angebaute *C. angustifolia* (liefert die «Tinnevelly»-Droge). Ihre Blätter und Früchte sind häufiger Bestandteil vieler Abführmittel. Unter den



Sennosid



Cassain

Anthraglykosiden sind die Dianthronglykoside (Sennoside) mengenmäßig vorherrschend: Blätter von anthraglykosidarmen *Cassia*-Arten sind als Verfälschung im Handel anzutreffen. Als leichtes Laxans findet auch das Fruchtmus der Röhrenkassie, *Cassia fistula,* Verwendung.

Verschiedene baumförmige Vertreter der Familie liefern Balsame, z. B. Copaiva-Balsam von der südamerikanischen *Copaifera reticulata* u. a. *Copaifera*-Arten.

Die Früchte von *Tamarindus indica* (Tamarindenmus) werden wegen des Gehaltes an Fruchtsäuren als Abführmittel benutzt. Die schleim- und gerbstoffhaltigen Früchte von *Ceratonia siliqua,* dem Johannisbrotbaum, finden als Kaffeesurrogat Verwendung (Caroben-Kaffee).

Aus der Gattung *Erythrophleum* sind Pseudoalkaloide bekannt (z. B. Cassain), die – obwohl strukturell den Cardenoliden nicht ähnlich – wegen ihrer Digitalis-artigen Wirkungen interessante und in jüngster Zeit viel untersuchte Naturstoffe sind.

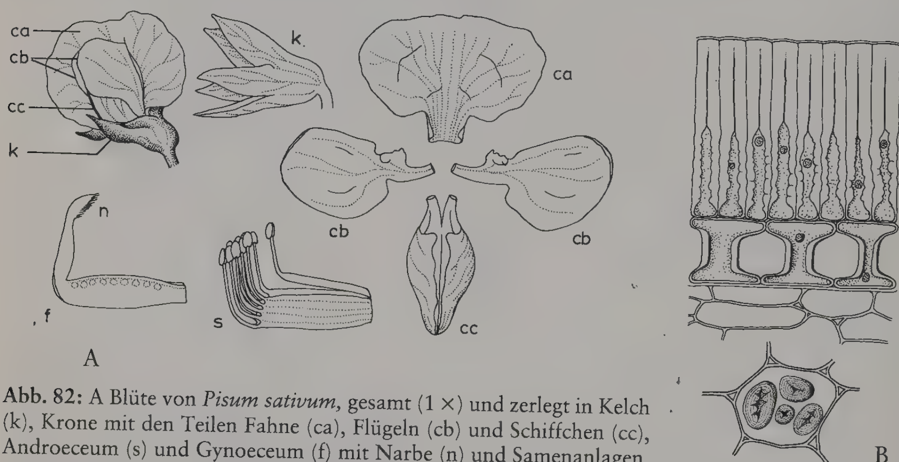


Abb. 82: A Blüte von *Pisum sativum,* gesamt (1 ×) und zerlegt in Kelch (k), Krone mit den Teilen Fahne (ca), Flügeln (cb) und Schiffchen (cc), Androeceum (s) und Gynoeceum (f) mit Narbe (n) und Samenanlagen. B Querschnitt durch den äußeren Teil der Samenschale von *Vicia faba* mit Palisadenzellen (außen) und Trägerzellen sowie Keimblattzelle mit Stärkekörnern (beides 200 ×). (A nach Firbas, B nach Gassner, z. T. verändert).

3. *Familie:* **Fabaceae** (= Papilionaceae, 9000), Schmetterlingsblütler. Die Blüte der Fabaceen ist ausgesprochen zygomorph und zeigt einen oft zweilippigen Kelch sowie eine aus «Fahne», 2 «Flügeln» und einem aus 2 weiteren Kronblättern verwachsenen «Schiffchen» gebildete schmetterlingsartige Krone. Die Knospendeckung der Krone ist absteigend, d. h. das innerste Kronblatt befindet sich – in Normallage – unten; Abb. 82. Das Androeceum besteht aus 10 Staubblättern, die bei einheimischen Arten (öfter außer einem) mit ihren Filamenten weit hinauf zu einer den Fruchtknoten umschließenden Röhre verwachsen sind.

Die N_2-Bindung durch Bakterien (*Rhizobium*) in Wurzelknöllchen wird z. B. bei der Rekultivierung von humusarmen Abraumflächen genutzt.

Eine weitere Gliederung dieser großen Familie in Triben ist möglich, wobei die Reserveproteine der Samen neben verschiedenen Sekundärstoffen besondere Berücksichtigung finden (Abb. 83). Wir nennen hier nur die wichtigsten, auch in der Abb. 83 aufgeführten Triben. Es zeigt sich, daß aufgrund mancher Merkmale und Entwicklungstendenzen zwei Gruppen unterschieden werden können:

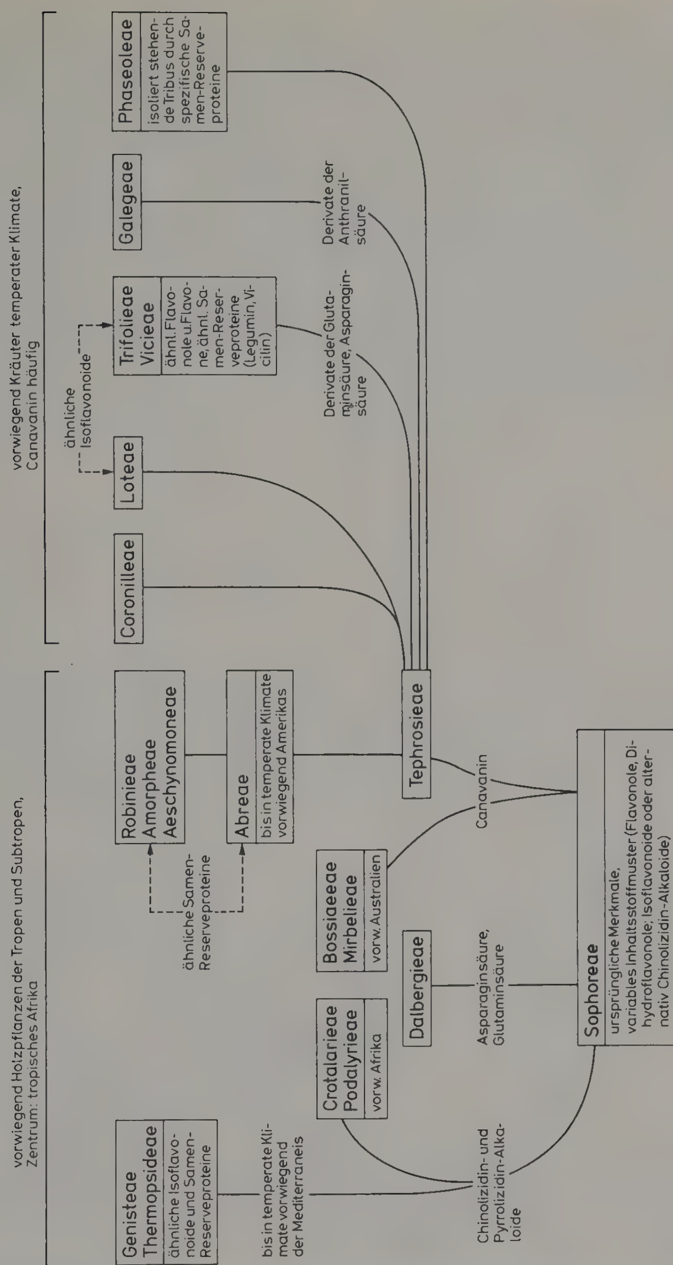
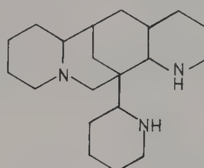


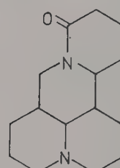
Abb. 83: Fabaceae. Die wichtigsten Triben, ihre Charakteristika und mutmaßlichen Verwandtschaftszusammenhänge. (Nach G. CRISTOFOLINI, O. R. GOTTLIEB u. a.)

A. Mit den Sophoreae eng verknüpfte Triben, deren Vertreter vorwiegend Holzpflanzen der Tropen und Subtropen sind. Nur die Genisteae + Thermopsideae (Zentrum: Mediterrangebiet) und die Abreae, Robinieae, Amorpheae und Aeschynomeneae (Zentrum: temperiertes Amerika) haben sich auch in extratropische Regionen ausgebreitet.

1. **Sophoreae.** Relativ ursprüngliche Merkmale; z. T. noch keine Schmetterlingsblüten; Stamina noch frei. Verbreitungszentrum im tropischen Afrika. Einige Arten sind durch Entwicklung des Chinolizidin-Alkaloids Ormosanin besonders konkurrenzkräftig geworden und haben vom zentralen Afrika aus Südostasien, die Philippinen und Australien erreicht; ein anderer Migrationsweg läßt sich nach Südamerika hin verfolgen (Abb. 84). Aus dem Vorkommen vorwiegend Matrin*-haltiger Pflanzen im südwestasiatischen Raum kann auf einen weiteren Ausbreitungsweg geschlossen werden. – *Myroxylon balsamum* [Südamerika; liefert Balsame, die einerseits als granulationsförderndes, antiseptisches Mittel zur äußerlichen Anwendung (Perubalsam), andererseits als Expektorans (Tolubalsam) dienen]; *Sophora japonica* (Japanischer Schnurbaum; relativ tolerant gegen Luftverschmutzung).



Ormosanin



Matrin

2. **Genisteae + Thermopsideae.** Blatt einfach oder gefiedert. Diese mit den Sophoreae eng verbundenen, Chinolizidin- und z. T. Pyrrolizidin-Alkaloid-haltigen Triben haben insbesondere den Mediterranraum erfolgreich besiedelt. Am effizientesten hat sich hier und in anderen extratropischen Bereichen schließlich das Cytisin als Hauptalkaloid erwiesen. Mögliche Wanderungswege der beiden Triben illustriert die Abb. 84. Neben den Alkaloiden sind die Genisteae

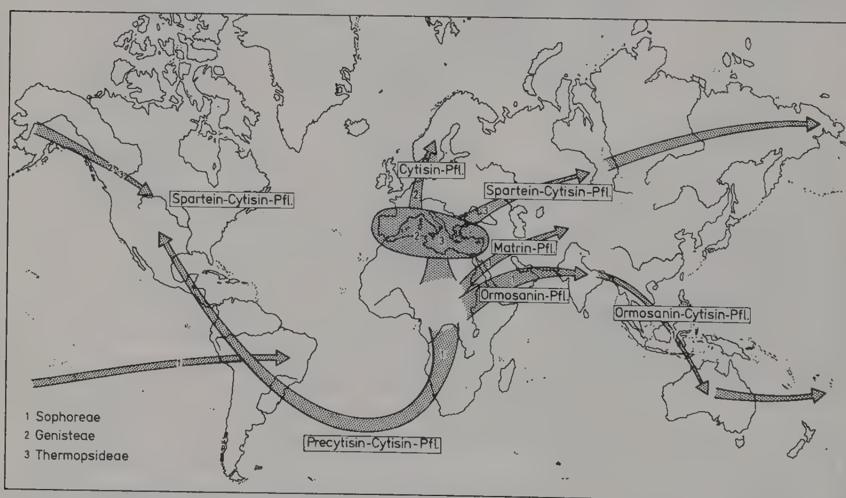


Abb. 84: Migrationswege der Sophoreae (Verbreitungszentrum: Afrika), Genisteae und Thermopsideae mit den wichtigsten Chinolizidin-Alkaloidtypen. (Nach O. R. Gottlieb, 1982.)

* Matrin ist ebenfalls ein Chinolizidin-Alkaloid

und Thermopsideae vor allem durch spezifische Isoflavonoide gut gekennzeichnet. – *Genista* (Ginster), *Laburnum* (Goldregen), *Lupinus* (Lupine), *Ulex* (Stechginster).

3. **Crotalarieae** mit der vorwiegend afrikanischen Gattung *Crotalaria* (500 Arten) und **Podalyrieae** mit vorwiegend südafrikanischen Arten schließen sich biochemisch (vor allem durch das Vorkommen von Pyrrolizidin-Alkaloiden, nicht aber in der Struktur der Samen-Reserveproteine) eng an die vorige Gruppe an.
4. **Dalbergieae.** Pantropische Holzpflanzen. *Dalbergia brasiliensis* und andere *Dalbergia-* und *Machaerium*-Arten liefern das dunkle, echte Palisanderholz; von *Pterocarpus santalinus* stammt das Rote Sandelholz. Die Tribus teilt mit den Sophoreae das Vorkommen von isoflavonoiden (+) -Pterocarpanen, die anstelle der allgemein verbreiteten (−) -Pterocarpane offensichtlich in holzigen Vertretern erst nach Migration aus ihren afrikanischen Ursprungszentren in die heutigen Areale von Asien und Südamerika entstanden.
5. **Bossiaeeae** und **Mirbelieae.** Australische Holzpflanzen mit einfachen Blättern.
6. **Robinieae** mit der in Nordamerika beheimateten *Robinia pseudacacia* (Robinie), **Amorpheae** und **Aeschynomeneae** (vorwiegend Holzpflanzen amerikanischer Verbreitung).
7. **Abreae.** Pantropische Kettersträucher mit *Abrus precatorius* (Paternostererbse).
8. **Tephrosieae.** Holzpflanzen Afrikas, Asiens und Amerikas. *Derris-* und *Lonchocarpus*-Arten reich an Rotenon; Extrakte sind als Insektizide und Pfeilgifte von Bedeutung. – *Wisteria* (Glyzine).

B. Aus ursprünglichen, holzigen Vorfahren dürften sich die folgenden, vorwiegend krautigen Triben entwickelt haben. Nachdem dadurch der Ligninstoffwechsel im Zuge der Evolution an Bedeutung verlor, konnte der Shikimisäureweg stärker zu Aminosäuren und deren Abkömmlingen umgepolt werden, wodurch sich neue, erfolgreiche Abwehrstoffe gegen den Befall von Phytophagen entwickeln konnten. Diese Triben besiedeln überwiegend temperate Klimabereiche.

9. **Coronilleae.** Meist Fiederblätter und Bruchfrüchte («Gliederhülsen»). – *Coronilla* (Kronwicke), *Hippocrepis* (Hufeisenklee), *Onobrychis* (Esparsette).
10. **Loteae.** – *Anthyllis* (Wundklee), *Lotus* (Hornklee).
11. **Vicieae.** Blätter meist paarig gefiedert, häufig mit Endranke, manchmal auf Kosten der vergrößerten Nebenblätter reduziert. – *Lathyrus* (Platterbse), *Lens* (Linse), *Pisum* (Erbse), *Vicia* (Wicke).
    Trifolieae. Viele Übereinstimmungen in chemischen Merkmalen mit den Vicieae unterstreichen die nahe Verwandtschaft. Blätter hier zur Dreizähligkeit reduziert. – *Medicago* (Schneckenklee, Luzerne), *Melilotus* (Steinklee), *Trifolium* (Klee), *Trigonella* (Bockshornklee).
12. **Galegeae.** Blätter gefiedert. – *Astragalus* (Traganth), *Galega* (Geissraute), *Glycyrrhiza* (Süssholz).
13. **Phaseoleae.** Blätter 3zählig mit Stipellen. – *Dolichos, Cajanus cajan* (beide liefern eßbare Hülsenfrüchte des tropischen Afrika und Asien), *Erythrina, Glycine max* (Sojabohne), *Physostigma* (Calabarbohne), *Canavalia ensiformis* (Schwertbohne, bildet bis zu 70 cm lange Hülsen), *Phaseolus* (Gartenbohne).
    Serologische Vergleiche der Samenglobuline deckten tiefgreifende Unterschiede zwischen den ± großsamigen Bohnenarten amerikanischer Herkunft (hierzu die Busch- und Stangenbohne *Phaseolus vulgaris* und die Feuerbohne *Ph. coccineus*) und den meist recht kleinsamigen Bohnenarten asiatischer Herkunft (hierzu die Mungobohne *Ph. aureus,* die Adzukibohne *Ph. angularis* und die Reisbohne *Ph. pubescens*) auf und sind als Ausdruck einer bereits seit langem getrennten (oder relativ schnellen) Evolution der beiden Pflanzengruppen zu werten.

Chemische Charakteristika:

Reservestoffe: Die Samen vieler Fabaceen dienen der menschlichen Ernährung. Neben Fett und Eiweiß wird in den mächtig entwickelten Kotyledonen reichlich Stärke akkumuliert, deren Körner bei den verschiedenen Arten von ähnlicher Größe, am Rande geschichtet und strahlig zerklüftet sind (Abb. 82 B). Während bei den fettarmen Samen die Eiweiß- und Kohlenhydratkomponente im Vordergrund steht (Erbsen, Bohnen,

Linsen), werden andere, fettreichere zur Ölgewinnung herangezogen: *Arachis hypogaea* (Erdnuß) und *Glycine max* (Sojabohne). Die Sojabohne ist darüberhinaus auch als Quelle von hochwertigem Pflanzeneiweiß und von Sojalezithin von Bedeutung.

Etwa 60% der Fabaceen-Arten sollen in den reifen Samen ein – dann erhaltenes gebliebenes – Schleimendosperm enthalten. Es handelt sich um Schleim in Form sekundärer Wandverdickungen. Dieser ist bei den Fabaceae chemisch sehr einheitlich aufgebaut und liefert nach Hydrolyse D-Galaktose (der Seitenketten) und D-Mannose (der Hauptkette). Eine Schleimdroge stellen z. B. die Samen von *Trigonella foenum-graecum,* dem Bockshornklee, dar.

Cyamopsis tetragonoloba, die Guarbohne, liefert das Guarmehl (Guargummi); es ist im wesentlichen ein Galaktomannan (Guaran), das technisch, neuerdings aber auch als Adjuvans bei der Diabetestherapie (zur Verhinderung des zu schnellen Blutzuckeranstiegs nach der Nahrungsaufnahme) medizinisch genutzt wird.

Von *Astragalus gummifer* und anderen *Astragalus*-Arten stammt Tragacantha, der echte Traganth, ein aus Sproßachsen ausgetretener, erhärteter Schleim. Er besteht aus stark quellenden, wasserunlöslichen (Bassorin) und wasserlöslichen Polysacchariden und wird vielfach in Pharmazie und Nahrungsmittelindustrie verwendet.*

In den Samen vieler Fabaceen kommen (Glyko-)Proteine vor, die spezifische, einer Antigen-Antikörper-Reaktion ähnelnde Bindung mit KH-Gruppen von Glykolipiden oder Glykoproteinen an Zelloberflächen einzugehen vermögen. Dadurch können Erythrozyten – z. T. sogar blutgruppenspezifisch –, Lymphozyten oder auch andere Zellen agglutiniert werden. Derartige Substanzen werden als **Lektine** bezeichnet. Viele wirken als *Phythämagglutinine.* Die meisten Lektine haben ein Molekulargewicht von ca. 40000–150000, sind Tetramere, die aus einer oder zwei verschiedenen Untereinheiten aufgebaut sind und 2 bis 4 Kohlenhydrat-Bindungsstellen besitzen. Alle bislang bekannt gewordenen Leguminosenlektine haben entweder Bindungstellen für Galaktose (und ihre Derivate, wie Galaktose-N-acetylamin oder Fucose) oder – seltener – für Glukose oder Mannose [so in *Canavalia ensiformis* (Phaseoleae) und vielen Vicieae nachgewiesen: *Vicia cracca, V. sativa, Lathyrus odoratus, Lens culinaris, Pisum sativum*]. Aufgrund von serologischen Kreuzreaktionen und Aminosäuren-Sequenzbestimmungen muß es sich zumindest bei jeder der beiden Gruppen um homologe Proteine handeln. Diese kommen offenbar noch in vielen weiteren Fabaceen vor, ohne immer Phythämagglutinationsaktivität zu besitzen. Neuerdings wird vermutet, daß evolutive Beziehungen zu möglicherweise allgemein verbreiteten α-Galaktosidasen bestehen.

Besonders gut untersucht ist vor allem das Lektin aus *Canavalia ensiformis,* der Schwert- oder Jackbohne, das Concanavalin A. Es vermag mit α-D-glukopyranosyl- und sterisch ähnlichen KH-Anteilen spezifische Bindungen einzugehen, so daß durch Affinitätschromatographie mit polymer gebundenem Con A die präparative Isolierung und Reinigung einer Vielzahl biologisch interessanter Substanzen gelungen ist.

Einige dieser Lektine haben toxische Wirkungen, so z. B. das Robin von *Robinia pseudacacia,* das Phasin der *Phaseolus*-Arten (das die Giftigkeit roher Bohnen bedingt) und vor allem das Abrin von *Abrus precatorius,* der Paternostererbse, deren leuchtend rot-schwarze Samen gelegentlich in exotischen Schmuckketten und Trockengestecken zu finden sind. Ihre Giftigkeit beruht zum einen auf der stark hämolysierenden Wirkung des *Abrus*-Agglutinins, das für die hämorrhagische Enteritis bei peroraler Aufnahme der zerkleinerten Samen verantwortlich ist. Zum anderen kommt den Abrinen (man kennt

---

* Der indische Traganth (= Karaya-Gummi), Ersatz bzw. Verfälschung des echten, stammt von *Sterculia*-Arten (Sterculiaceae).

bisher mehrere Isomere) eine hohe systemische Toxizität zu. Hierbei ist die A-Kette [die Abrine sind wie das → Ricin (Euphorbiaceae) aus 2 Polypeptidketten, verknüpft durch eine Disulfidbrücke, aufgebaut] das toxische Agens, das durch Inaktivierung des Elongationsfaktors EF 2 die Proteinsynthese der Zelle an der 60 S-Ribosomenuntereinheit zum Erliegen bringt.

Einige Lektine werden heute als Diagnostika in der Blutgruppenanalyse benutzt, z. B. diejenigen von *Vicia cracca* oder *Dolichos biflorus* zur Ermittlung von A oder der Untergruppen A_1 und A_2.

Erwähnenswert ist in diesem Zusammenhang auch die Beobachtung, daß aus Pflanzen mit hoher Hämagglutininaktivität Extrakte gewonnen werden können, die in Leucozytenkulturen mitosefördernd wirken («Mitogene»).

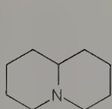
Seltene, **nichtproteinogene Aminosäuren** sind in der Familie in großer Zahl gefunden worden. In 60% der bisher getesteten 540 Arten wurde z. B. Canavanin (Formel S. 165) nachgewiesen, außerhalb der Familie trotz vielfachen Suchens bisher jedoch nicht.

Die Giftigkeit von *Lathyrus* (nach Verzehr der Samen kann es zu Erkrankungen kommen, die in Indien als Neuro- bzw. Osteo-«Lathyrismus» bekannt sind) beruht auf dem Vorhandensein derartiger ungewöhnlicher Aminosäuren («Lathyrogene»).

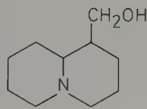
Aus den Samen von *Vicia faba, Mucuna* spec. und einigen anderen Fabaceen kann L-Dihydroxyphenylalanin in technischem Maßstab gewonnen werden. L-DOPA hat als Arzneimittel zur symptomatischen Behandlung der Parkinson'schen Krankheit Bedeutung erlangt.

Alkaloide sind bei den Fabaceae nicht selten anzutreffen, jedoch ist ihr Vorkommen auf bestimmte Sippen (zumeist Tribus) beschränkt.

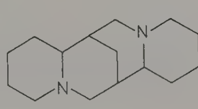
Chinolizidinalkaloide («Lupinen-Alkaloide») sind charakteristisch für die Triben Sophoreae, Podalyrieae, Thermopsideae und Genisteae (vereinzelt auch Dalbergieae). Besonders unter den in Europa vorkommenden Genisteae finden sich viele derart ausgezeichnete Alkaloidpflanzen: Lupinen (exklusive der «süßen», zu Futterzwecken entbitterten Mutanten), Besenginster (*Cytisus scoparius*), Ginster, (z. B. der Färber-Ginster, *Genista tinctoria*) sowie der als Giftpflanze bekannte Goldregen (*Laburnum anagyroides;* 2 Samen können bei Kindern schon zu ernsten Vergiftungserscheinungen führen). Lupinin, Cytisin, N-Methylcytisin und Spartein (das therapeutisch wegen seiner chinidinähnlichen Wirkung bei Herzrhythmusstörungen angewendet werden kann) sind die Hauptalkaloide. Die Biosynthese geht von zwei oder drei Molekülen Lysin aus.



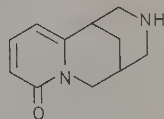
Chinolizidin



Lupinin



Spartein



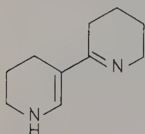
Cytisin

Arten anderer Fabaceen-Triben haben die Fähigkeit zur Bildung von Chinolizidin-Alkaloiden offenbar verloren. Füttert man z..B. *Vicia faba* (Tribus Vicieae) mit Spartein, so vermag diese Pflanze das Alkaloid so zu oxidieren wie jene, die den gesamten Biosyntheseprozeß vollziehen. Möglicherweise sind den Vicieae (und anderen Fabaceen) in der Evolution manche der zur Biosynthese benötigten Enzyme durch Mutation verlorengegangen, ohne daß die Oxidasen gleichzeitig verschwanden. Demnach könnte man das Vorkommen von Chinolizidin-Alkaloiden bei Fabaceen als ursprüngliches Merkmal werten, was mit dem Auftreten bei den – primitiven – Sophoreae übereinstimmen würde.

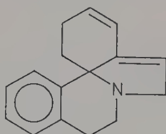
Außerhalb der Fabaceae kommen Alkaloide des gleichen Typs nur vereinzelt vor, wobei eine Häufung bei den Magnoliidae festzustellen ist.

Alkaloide anderer Strukturtypen treten innerhalb der Familie mehr sporadisch auf. Von besonderem Interesse ist das Vorkommen von *Pyrrolizidin-Alkaloiden* in einigen Vertretern der Genisteae, insbesondere aber *Crotalaria*-Arten (Crotalarieae). Strukturell ähnliche Verbindungen gibt es bei Asteraceen (*Senecio*) und Boraginaceen. Ferner seien kurz erwähnt:

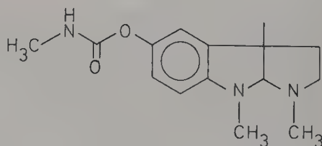
1. Dipiperidylalkaloide (z. B. Hystrin) in einigen Gattungen der Genisteae (z. B. *Genista*) und evtl. Sophoreae.
2. Erythrina-Alkaloide verschiedener *Erythrina*-Arten (Phaseoleae); sie können als Isochinolin-Alkaloide speziellen Typs aufgefaßt werden.
3. Physostigmin der Calabarbohnen (*Physostigma venenosum,* Phaseoleae), das durch Hemmung der Cholinesterase als Parasympathomimeticum wirkt und deshalb vor allem in der Ophthalmologie als pupillenverengendes Mittel therapeutisch Verwendung findet. Historisch von Interesse sind die Calabarbohnen zur Durchführung von Gottesurteilen in Westafrika (Ordalgift).



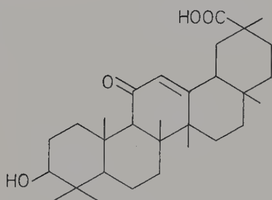
Hystrin



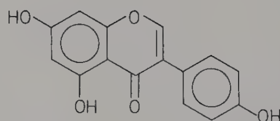
Erythrina-Alkaloide (Grundgerüst)



Physostigmin



Glycyrrhetinsäure

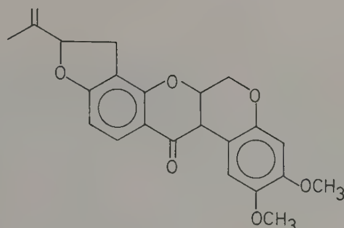


Genistein

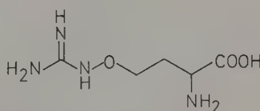
Saponine: Triterpensaponine sind weit verbreitet. Das bekannteste ist das stark süß schmeckende, kaum hämolysierend wirkende Glycyrrhizin (Aglykon: Glycyrrhetinsäure), das vor allem in den unterirdischen Organen von *Glycyrrhiza glabra* enthalten ist («Süßholz»; «Lakritz»; Anwendung als Expektorans und zur Ulcusbehandlung). Interessant ist das Vorkommen von Steroidsaponinen (s. Tab. S. 102) in *Trigonella foenum-graecum.*

Isoflavone: Unter den flavonoiden Verbindungen, die auch in der Familie der Fabaceae weit verbreitet sind, interessieren besonders die Isoflavone (3-Phenylchromonderivate), die wie die Flavone aus gemeinsamen Flavanonvorstufen durch eine 1,2-Arylwanderung entstanden sein dürften. Es handelt sich um Verbindungen mit oestrogener Wirkung, die, im Pflanzenreich sonst erratisch vorkommend, nur bei den Fabaceae in einer Fülle von strukturell ähnlichen Substanzen eine weite Verbreitung gefunden haben. Besonders in den Tribus Genisteae und Thermopsideae werden isoflavonoide Verbindungen (vielfach Derivate des Genisteins) akkumuliert. In biogenetischer Beziehung zu isoflavonoiden Verbindungen stehen wahrscheinlich auch das Rotenon und verwandte

Stoffe aus beispielsweise *Derris-* und *Lonchocarpus*-Arten. Diese als Fischgifte und Insekticide benutzten «Rotenoide» sind bisher nur in Fabaceae gefunden worden. Holzige, tropische Fabaceen besitzen einen reichen Bestand an Isoflavonoiden, die in dem Holz dieser Pflanzen wichtige natürliche Fungicide darstellen. Es scheint, daß durch die evolutive Entstehung der krautartigen aus den holzigen Formen in kühleren oder trockeneren Regionen die Bedeutung und damit die Synthese von Isoflavonoiden abnahm. Infolge von Pilzinfektionen können aber auch diese zu reicherer Isoflavonoid-Produktion fähig sein. Man kennt diese Substanzen als **Phytalexine** von einer Reihe von Fabaceen (z. B. *Pisum, Phaseolus*).



Rotenon



Canavanin

Cyanogene Verbindungen kommen insbesondere in den Gattungen *Lotus* (Hornklee) und *Trifolium* (Klee) vor. Ähnlich wie bei den cyanogenen Verbindungen der Rosaceae, Linaceae und Sapindaceae (alle: Rosidae) liegt ihnen Leucin oder Valin als Aminosäure-Baustein zugrunde.

Bei der Verletzung des pflanzlichen Gewebes (Tierfraß!) setzen pflanzeneigene β-Glukosidasen das Cyanhydrin frei, aus dem in saurem Milieu die hochtoxische Blausäure entsteht. Blausäure inhibiert insbesondere Enzymsysteme, die an Redoxprozessen beteiligt sind, z. B. solche der Atmungskette. Cyanogene Substanzen besitzen infolgedessen allgemeine Gifteigenschaften gegenüber pflanzenfressenden Tieren. So wurde an *Lotus corniculatus* und *Trifolium repens* experimentell nachgewiesen, daß cyanogen-freie Populationen bzw. Genotypen weit stärkerem Schneckenfraß ausgesetzt sind als cyanogenhaltige. Allerdings haben eine Reihe von Tierarten evolutiv die Fähigkeit zur enzymatischen Detoxifikation solcher Cyanide gewonnen (z. B. Rind, Schaf).

Arzneipflanzen der Fabales

Mimosaceae. *Acacia catechu* Willd. («Katechu»); *Acacia senegal* (L.) Willd. u. a. Arten (Gummi arabicum, Acaciae gummi).

Caesalpiniaceae. *Cassia fistula* L. (Extr.); *Cassia senna* L. (= *C. acutifolia* Del.) und *C. angustifolia* Vahl (Folia und Fructus Sennae); *Ceratonia siliqua* L. (Fructus und Semen Ceratoniae); *Copaifera reticulata* Ducke u. a. Arten (Copaiva-Balsam); *Tamarindus indica* L. (Pulpa Tamarindorum).

Fabaceae. *Arachis hypogaea* L. (Oleum Arachidis); *Astragalus gummifer* Labill. u. a. Arten (Tragacantha); *Cyamopsis tetragonoloba* (L.) Taub. (Guargummi, Guaran); *Derris-* und *Lonchocarpus*-Arten (Rotenon); *Galega officinalis* L. (Herba Galegae); *Glycine max.* (L.) Merr. (Lezithin); *Glycyrrhiza glabra* L. (Radix, Succus Liquiritiae; Lakritz); *Melilotus*-Arten (Herba Meliloti); *Myroxylon balsamum* (L.) Harms var. *pereirae* (Balsamum peruvianum), – var. *balsamum* (Balsamum tolutanum); *Ononis spinosa* L. (Radix Ononidis); *Phaseolus vulgaris* L. (Fructus Phaseoli sine Semine); *Physostigma venenosum* Balf. (Physostigmin); *Pterocarpus santalinus* L. f. (Lignum Santali rubrum); *Trigonella foenum-graecum* L. (Semen Foenugraeci).

Nutzpflanzen der Fabales

Mimosaceae. *Acacia*-Arten (Gerbstoff(rinden)extrakte).

Caesalpiniaceae. *Ceratonia siliqua* L. (Karobenkaffee, Carubin); *Haematoxylum campechianum* L. (Hämatoxylin = Farbstoff zur Chromosomenfärbung).

Fabaceae. *Arachis hypogaea* L. (Erdnüsse); *Cajanus cajan* (L.) HUTH. (Straucherbse); *Cicer arietinum* L. (Kichererbse); *Dalbergia*- und *Machaerium*-Arten (Palisanderholz); *Glycine max* (L.) MERR. (Sojabohne, Eiweiß, fettes Öl mit hohem Anteil an essentiellen Fettsäuren); *Lens culinaris* MEDIK. (Linse); *Phaseolus vulgaris* L. (Gartenbohne) neben anderen *Phaseolus*- und *Vigna*-Arten; *Pisum sativum* L. (Erbse); *Vicia faba* L. (Saubohne, Pferdebohne).

4. Ordnung: Proteales

Die einzige Familie dieser Ordnung, die **Proteaceae,** ist eine phylogenetisch isolierte Sippe des alten südhemisphärischen Gondwanalandes, die sich auf den heutigen Kontinenten der Südhalbkugel (einschließlich Südostasien) seit der späten Kreidezeit getrennt entwickelt hat. Es sind Holzpflanzen, die in subtropischen Regenwäldern, insbesondere aber in der Trockenbuschvegetation Australiens (z. B. mit den Gattungen *Banksia, Grevillea* und *Hakea*) und Südafrikas eine große und manchmal dominierende Rolle spielen. Die meist zwittrigen Blüten stehen in zum Teil mächtigen zapfenartigen Blütenständen. Die Einzelblüten sind vierzählig (P 4 A 4 G 1) und können interessante Anpassungen an die vorwiegend von Vögeln (auch Kleinsäugern!) vermittelte Bestäubung aufweisen.

Im Chemismus der Proteaceen fällt neben dem allgemeinen Vorkommen von Arbutin die Tendenz zur Speicherung cyanogener Verbindungen auf. Flavonolderivate und Gerbstoffe gehören zur festen Merkmalsausstattung. Verschiedene Proteaceen zeichnen sich durch das Vorkommen von hautreizenden Inhaltsstoffen ähnlich denen der Anacardiaceen aus. Es sind Resorcinderivate mit langer aliphatischer Seitenkette.

Nutzpflanzen der Proteales

Proteaceae. *Macadamia ternifolia* F. v. MUELL und *M. tetraphylla* L. JOHNS. (Macadamia-Nüsse). Australische (*Banksia* u. a.) und südafrikanische Arten (*Protea* u. a.) im europäischen Blumenhandel.

5. Ordnung: Myrtales

Die Myrtales schließen sich eng an die Rosales an (mittel- bis unterständige Fruchtknoten, z. T. vermehrtes Androeceum, Gerbstoff-Akkumulation u. a. m.), unterscheiden sich aber insbesondere durch:

- Blüte oft in 4-blättrigen Wirteln
- inneres Phloem (bikollaterale Leitbündel)
- Fruchtblätter einschließlich der Griffel miteinander verwachsen.

Wichtige Inhaltsstoffe:

1. Allgemein verbreitet sind **Polyphenole** (oft viel Ellagsäure) und **Gerbstoffe,** insbesondere Ellagi- und Gallotannine.
2. **Triterpene,** besonders bei den Punicaceae und Myrtaceae. Sie finden sich vorwiegend in Rinde und Holz und sind Bestandteile der Blüten- und Blattwachse.
3. Calciumoxalat kommt reichlich vor; lösliche Salze der Oxalsäure bei den Melastomataceae und Oenotheraceae.

Wegen z. T. mittelständiger Fruchtknoten und zahlreicher Staubblätter stellt man die **Sonneratiaceae** (7) und die **Rhizophoraceae** (120, diese meist auch noch mit voll entwickeltem Endosperm)

an den Anfang. Hierzu gehören wichtige tropische Mangrovehölzer, die durch Stelzwurzeln, Atemwurzeln und Viviparie ausgezeichnet sind. «Mangrovenextrakt» ist ein Rohstoff für die Gerberei (kondensierte Gerbstoffe).

Durch zahlreiche Staubgefäße sind auch die beiden folgenden Familien gekennzeichnet:

3. *Familie:* **Myrtaceae** (3000). Die zumeist in den Tropen verbreiteten Myrtaceae sind wegen der in schizo-lysigenen Ölbehältern abgelagerten ätherischen Öle als Gewürz-

A: 4 + 4-zählig, oft aber auch sekundär vermehrt oder – bisweilen – in geringerer Zahl.

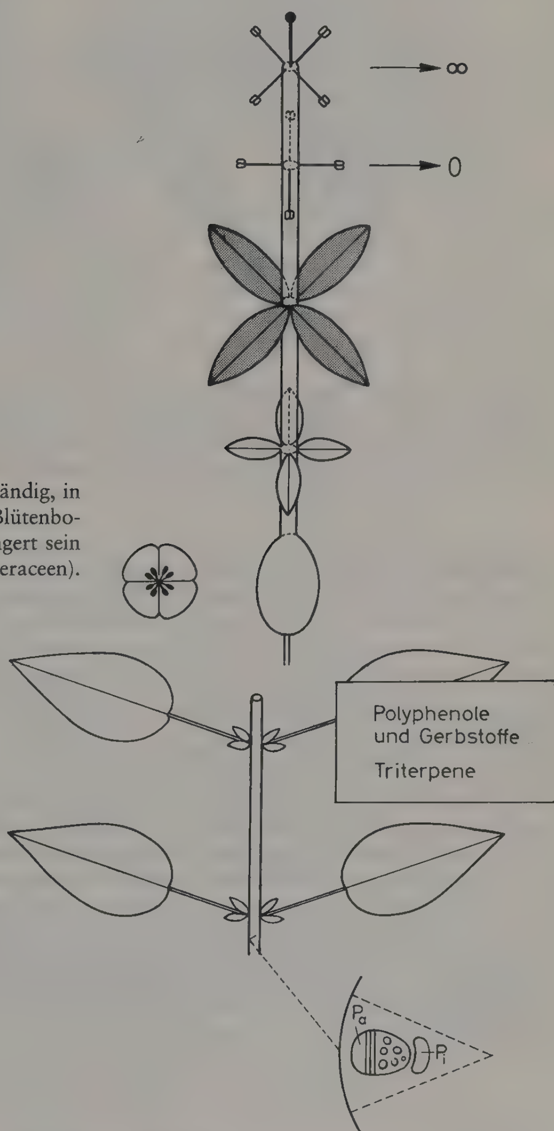
C: meist 4

K: meist 4

G: Fruchtknoten mittel- bis unterständig, in einem oft becherförmig vertieften Blütenboden stehend, der sogar stark verlängert sein kann (Hypanthium z. B. bei Oenotheraceen). Karpelle 2–4, oft auch mehr, vollkommen verwachsen, Narben manchmal noch frei. Samenanlagen gewöhnlich zahlreich und meist zentralwinkelständig. Endosperm schwach entwickelt oder fehlend.

Bl: überwiegend ungeteilt, meist gegenständig; mit fehlenden oder oft nur rudimentären Nebenblättern.

Pfl: Holzpflanzen oder Kräuter, häufig mit bikollateralen Leitbündeln.



Bauplan der Myrtales



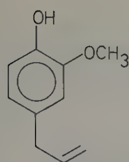
Abb. 85: *Syzygium aromaticum* (Myrtaceae). A Blühender Sproß (ca. ½ ×). B Gewürznelke* (etw. vergr.), bei C stärker vergr. und längs geschnitten. a Antheren, st Staubfäden, c Kronblatt, k Kelchblatt, gr Griffel, d Diskus, sa Samenanlagen, ex Exkretbehälter, i Gewebe mit Interzellularen, lb und zlb Leitbündel. (A nach Karsten, B und C nach Oltmanns.)

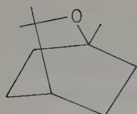
und Heilpflanzen von Bedeutung. Hauptbestandteile der ätherischen Öle sind zumeist Monoterpene oder auch Sesquiterpene, seltener Phenylpropankörper, oft mit bemerkenswert unterschiedlicher Zusammensetzung bei infraspezifischen Sippen: Der wilde, auf den Molukken heimische Gewürznelkenbaum *Syzygium aromaticum* (Abb. 85) liefert z. B. nur wenig und praktisch eugenolfreies ätherisches Öl, während die durch den Menschen selektionierten Populationen (kultiviert auf Sansibar, Pemba, Madagaskar; auch Molukken) im Öl bis über 80% Eugenol enthalten. Verwendung finden die Blütenknospen als Gewürz bzw. das daraus gewonnene «Nelkenöl» als Desinfiziens in der Zahnmedizin. Über ⅔ der Weltproduktion werden jedoch in Form einer Mischung mit Tabak geraucht (Kretekzigaretten; vor allem in Indonesien). Eugenolreich ist auch das Öl der als Gewürz dienenden Früchte von *Pimenta dioica* («Nelkenpfeffer»).

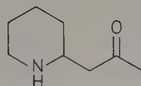
Vorwiegend in Australien sind die ca. 700 *Eucalyptus*-Arten beheimatet. *Eucalyptus globulus* (Droge: die sichelförmig gebogenen, lanzettlichen Folgeblätter älterer Bäume), ein schnellwüchsiger, im Mittelmeerraum gern gepflanzter Baum, liefert cineolreiches ätherisches Öl. Eucalyptusöl wird als Einreibungs- oder Inhalationsmittel bei Bronchialerkrankungen geschätzt. Auch das Cajeputöl von *Melaleuca leucadendra* enthält bis zu 65% Cineol.

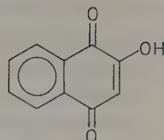
---

* «Nelke»: entstanden aus «Nägelein» (nach der Form der Knospen).









Eugenol Cineol Isopelletierin Lawson

Polyphenole und Gerbstoffe sind bei den Myrtaceae ebenfalls weit verbreitet. Viele *Eucalyptus*-Arten erzeugen nach Verwundung der Stämme «Kino», einen Wundsaft, der hier überwiegend Flavan-3, 4-diol-Gerbstoffe enthält. Auch die Gewürznelken enthalten ca. 10% Galloylgerbstoffe.

Der einzige europäische Vertreter ist die mediterrane Myrte (*Myrtus communis*).

4. *Familie:* **Punicaceae** (2). Exkretbehälter fehlen: *Punica granatum,* der Granatapfelbaum, wird als Obstbaum in den Subtropen viel angebaut. In der Blüte werden 2–3 Kreise von Fruchtblättern übereinander angelegt! Das saftige Innere der «Granatäpfel» sind fleischig gewordene Samenschalen (Sarcotesta der zahlreichen Samen), also kein Perikarpgewebe.

Interessante Inhaltsstoffe der Wurzel-, Zweig- und Stammrinde sind α-substituierte Piperidinalkaloide wie Pseudopelletierin, Isopelletierin u. ä. (vgl. Lythraceae). Wegen dieser Alkaloide kann die Rinde, die außerdem 20–25% vorwiegend Ellaggerbstoffe enthält, als Bandwurmmittel verwendet werden (früher in der Veterinärmedizin).

In der Regel nur 4–8 Staubblätter haben die Lythraceae und Trapaceae mit mittelständigem sowie die Oenotheraceae und Melastomataceae mit ± unterständigem Fruchtknoten.

5. *Familie:* **Lythraceae** (500). Im außertropischen Bereich überwiegend krautige Pflanzen. Sie enthalten z. T. Chinolizidinalkaloide (Lythrin), die möglicherweise über α-substituierte Piperidinverbindungen, z. B. Isopelletierin, synthetisiert werden; vgl. Punicaceae!

Eine alte Färberpflanze ist *Lawsonia inermis* («Henna»; auch heute wieder als Haarfärbemittel interessant) mit dem 2-Hydroxy-1,4-Naphthochinon Lawson der Blätter, das als Lebensmittelfarbstoff zugelassen ist. Einheimisch *Peplis portula* (Sumpfquendel) und Gattung *Lythrum* (Weiderich, z. B. *L. salicaria* mit trimorpher Heterostylie).

6. *Familie:* **Trapaceae** (3). Die wärmeliebende, einjährige Wassernuß, *Trapa natans,* während der postglazialen Wärmezeit in stehenden Gewässern bis nach Skandinavien verbreitet, ist heute auch in Mitteleuropa stark zurückgegangen.

7. *Familie:* **Oenotheraceae** (= Onagraceae, 650). *Oenothera,* die Nachtkerzen, enthalten aus Amerika stammende, weltweit eingebürgerte Ruderalsippen; Bestäubung durch Nachtfalter; bekanntes Objekt der Vererbungsforschung. Das aus den Samen von *Oenothera biennis* gewonnene fette Öl (Primrose oil) ist reich an ungesättigten Fettsäuren und enthält, soweit bekannt, als einziges pflanzliches Öl γ-Linolensäure. Ebenfalls – vorwiegend – amerikanischer Herkunft ist die vogelblütige Gattung *Fuchsia.* Einheimisch sind u. a. die Gattungen *Epilobium* (Weidenröschen) und *Circaea* (Hexenkraut). Die (volksmedizinische) Anpreisung des Krauts kleinblütiger Weidenröschen als «Prostatamittel» entbehrt wissenschaftlicher Grundlagen.

8. *Familie:* **Melastomataceae** (3000) mit tropischer Verbreitung, insbesondere in Südamerika. Sie weisen unter allen Angiospermen mit die stärkste Aluminiumakkumulation auf: 10 000 ppm bzw. bis 25% in der Asche. Auffallend ist die katadrome (= leiterförmige) Nervatur der Blätter.

An die Myrtales kann die folgende polyphenolreiche Familie der **Haloragaceae** (160) angeschlossen werden. Hierzu die einheimische Gattung *Myriophyllum* (Tausendblatt), untergetauchte Wasserpflanzen mit quirlständigen, fein kammartig gefiederten Blättern, und die großblättrige Gattung *Gunnera* der Südhemisphäre (auch als eigene Familie abgetrennt).

Arznei-, Gewürz- und Nutzpflanzen der Myrtales

Myrtaceae. *Eucalyptus*-Arten (Folia, Oleum Eucalypti); *Melaleuca leucadendra* L. (Oleum Cajeputi); *Pimenta dioica* (L.) Merr. (Fructus Pimentae, Piment); *Psidium guajava* L. (Guave); *Syzygium aromaticum* (L.) Merr. et Perry (Flores, Oleum Caryophylli).

Punicaceae. *Punica granatum* L. (Cortex Granati; Granatäpfel).

Trapaceae. *Trapa natans* L. und insbesondere *T. bicornis* Osb. (Chin. Wasserkastanie).

Lythraceae. *Lawsonia inermis* L. (Folia Hennae, «Henna»).

Oenotheraceae. *Oenothera biennis* L. (Primrose oil); «kleinblütige *Epilobium*-Arten» (Herba Epilobii).

Die jetzt folgenden Rutales mit den angegliederten Ordnungen der Sapindales, Polygalales und Geraniales (Überordnung «Rutanae», vgl. Abb. 75) repräsentieren den «Mittelbau» der Dicotyledonen insofern in besonderem Maße, als hier weder ursprüngliche noch stärker abgeleitete Merkmale die Regel sind. Die Blütenformel lautet infolgedessen häufig ✳ K5 C5 A5+5 G($\underline{5}$) mit Tendenz zur dorsiventralen Symmetrie.

Die Gliederung ist aus der folgenden Tabelle ersichtlich:

Rutales Sapindales Polygalales } («Terebinthales»)	Geraniales («Gruinales»)
• meist Holzpflanzen • mit Diskus und/oder • Exkretbehältern mit ätherischen Ölen, Harzen, Balsamen (Rutales) oder reich an Saponinen (Sapindales, Polygalales) • deshalb viele Arznei- und Nutzpflanzen	• meist Kräuter • ohne Diskus • ohne Exkretbehälter

		Blütensymmetrie:		
Rutales	Rutaceae Burseraceae Meliaceae Simaroubaceae Anacardiaceae	✳	✳	Oxalidaceae Geraniaceae Linaceae Zygophyllaceae Erythroxylaceae
Sapindales	Aceraceae Sapindaceae Hippocastanaceae	± ↓	↓	Balsaminaceae Tropaeolaceae
Polygalales	Polygalaceae	↓		

Wenn auch Rutaceae, Meliaceae, Simaroubaceae und Burseraceae, ferner Aceraceae, Sapindaceae und Hippocastanaceae oder manche Geraniales-Familien jeweils für sich engere Verwandtschaftskreise darstellen, die natürliche Zusammengehörigkeit aller dieser Familien ist jedoch noch keineswegs sicher.

1. Es wird diskutiert, ob die Rutaceae nicht besser an die Magnoliidae (!) angeschlossen werden sollten, führen doch mindestens 6 ihrer Gattungen typische Benzylisochinolin-Alkaloide, wie sie bisher nur von den Magnoliidae bekannt geworden sind. Man darf dabei aber nicht die mit anderen, auch chemischen Merkmalen begründeten Übereinstimmungen der Rutaceae mit Meliaceae, Simaroubaceae und Burseraceae (vgl. Rutales) übersehen, alles Benzylisochinolin-freie Familien, die z. T. die bei den Magnoliidae fehlenden trihydroxylierten phenolischen Verbindungen Myricetin und Ellagsäure führen.

2. Die Tropaeolaceae und die ihnen vielleicht nahestehenden Limnanthaceae enthalten Senfölglykoside. Wenn auch damit noch keine engere Verwandtschaft mit Capparales bzw. Violales

indiziert wird, sollen doch die Hinweise nicht übersehen werden (unlängst von palynologischer Seite), wonach sowohl Limnanthaceae wie auch die in manchen ähnlichen Tropaeolaceae und Balsaminaceae nur geringfügig mit den übrigen Geraniales übereinstimmen.

6. Ordnung: Rutales

Diese Ordnung ist durch einen meist intrastaminalen Diskus (Abb. 87 B) und schizolysigene (auch schizogene) Exkretbehälter (z. T. -kanäle, -zellen) charakterisiert; ihre Blüten sind radiär.

G: aus (2-4-) 5 oder manchmal mehr verwachsenen Karpellen; Fruchtknoten meist gefächert, jedes Fach mit 1–2 zentralwinkelständigen, bitegmischen und crassinuzellaten Samenanlagen, 1 Griffel, oft intrastaminaler Diskus. Die Endospermentwicklung verläuft überwiegend nukleär.

A: meist 5 + 5, vorwiegend obdiplostemon.

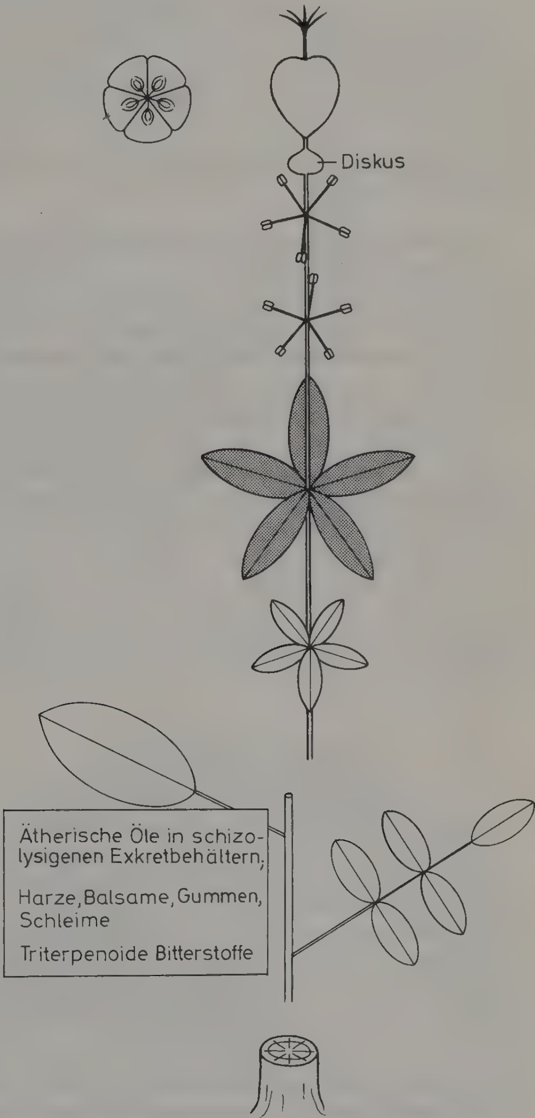
C: meist 5.

K: meist 5.

Blü: radiärsymmetrisch.

Bl: fast immer wechselständig, einfach oder zusammengesetzt (dann meist gefiedert).

Pfl: vorwiegend trop.-subtropische Holzpflanzen.



Bauplan der Rutales

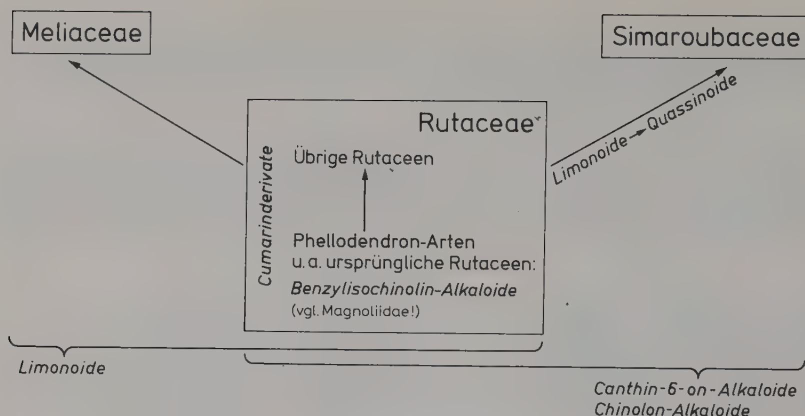


Abb. 86: Rutaceae und verwandte Familien unter Berücksichtigung wichtiger Inhaltsstoffe. (Nach GERSHENZON und MABRY.)

Über den Bauplan unterrichtet die Übersicht auf S. 171.

Wichtige Inhaltsstoffe:

1. **Ätherische Öle** (vorwiegend Terpenkörper), Harze, Schleime, Gummi oder Gemische (Balsame, Gummibalsame, Gummiharze) sind weit verbreitet.

2. Die bei allen Familien der Rutales (auch Burseraceae und Anacardiaceae?) verbreitet vorkommenden **triterpenoiden Bitterstoffe** (Limonoide, Quassinoide) sind von ähnlicher Struktur, wobei das ursprüngliche Triterpenskelett bis auf C 19 reduziert sein kann.

3. Systematisch interessant sind diejenigen Verbindungen, die bei den Rutales zwar weniger allgemein verbreitet sind, jedoch Hinweise auf Ähnlichkeiten zwischen den Familien gestatten. So kommen die bei den Rutaceae verbreiteten Canthin-6-on-und 2-Chinolon-Alkaloide auch bei Simaroubaceen vor (Abb. 86). Andere Rutaceen-Alkaloide werden auch in Vertretern der Meliaceae vermutet.

1. *Familie:* **Rutaceae** (1600). Die Rutaceae sind besonders reich an ätherischen Ölen, die in schizolysigenen Exkretbehältern gebildet und gespeichert werden (in Blättern als durchscheinende Punkte erkennbar). Die wichtigste Gattung ist *Citrus*, die, ursprünglich in Südasien heimisch, in allen wärmeren, wintermilden Gebieten (z. B. im

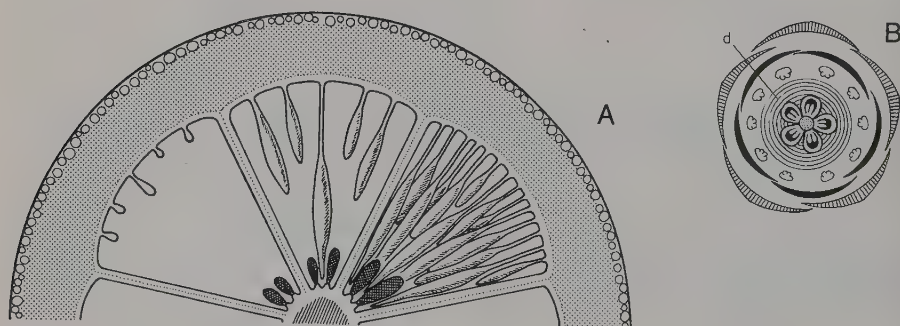


Abb. 87: Rutaceae. A *Citrus sinensis,* Frucht, quer mit Exkretbehältern im Perikarp, die Entwicklung der Zotten zeigend; schematisiert. (1×) B *Ruta graveolens,* Diagramm einer 5-zähligen Gipfelblüte mit Diskus (d). (A nach W. TROLL, B. nach EICHLER.)

Mittelmeergebiet bis zum Gardasee) angebaut wird. Das Fruchtfleisch ihrer Beerenfrüchte wird aus großen – von einer Endokarphaut überzogenen – Mesokarp-Ausstülpungen (Zotten) gebildet; Abb. 87 B. Die verschiedenen Arten, Varietäten und Rassen liefern geschätzte Früchte (Zitrone, Apfelsine Mandarine, Grapefruit), eine Reihe von Drogen sowie die durch Destillation oder Auspressen gewinnbaren Öle. Bitter schmekkende *Citrus*-Früchte enthalten Neohesperidoside (Flavanone).

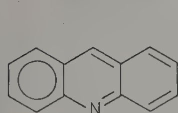
Interessant ist der Nachweis bemerkenswerter Mengen an Synephrin in den Blättern von *Citrus*-Arten, einer dem Ephedrin und Cathin verwandten, kreislaufaktiven Substanz, die als synthetisches Arzneimittel (Sympatol) bereits seit langem in Gebrauch ist.

In der Familie sind Alkaloide verbreitet. Charakteristisch sind – außer den schon erwähnten Benzylisochinolinalkaloiden – die bisher nur hier gefundenen gelbgefärbten Acridonalkaloide, von denen das Acronycin wegen seiner onkolytischen Wirkungen bekannt ist. Vergesellschaftet mit diesen Anthranilsäureabkömmlingen kommen bei den Rutaceen Furanochinolinbasen, ferner Carbazol- und Imidazolalkaloide vor. Zu den letzteren zählt das Pilocarpin der Blätter von *Pilocarpus*-Arten, eine parasympathomimetisch wirksame Substanz, die medizinisch genutzt wird (in der Augenheilkunde zur Pupillenverengung).

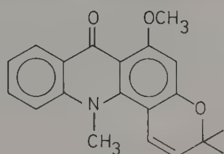
Ein weiteres Familienmerkmal ist das Vorkommen von Cumarinen, Furano- und Pyranocumarinen (vgl. dazu auch Araliales S. 186), von denen die Furanocumarinderivate als photosensibilisierende Substanzen auch toxikologisches Interesse besitzen: z. B. das Bergapten (= 5-Methoxypsoralen) des Bergamotteöls als Ursache der sog. «Kölnischwasser-Dermatitis». 5-MOP wird wie auch das 8-MOP (→ Apiaceae, S. 188) bei der PUVA-Therapie eingesetzt.

Bis nach Mitteleuropa dringen die wärmeliebenden Arten Diptam (*Dictamnus albus*) und Weinraute (*Ruta graveolens*) vor.

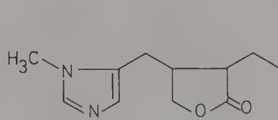
Aus Rutaceen mit reichhaltigem Sekundärstoff-Metabolismus haben sich die Meliaceen und Simaroubaceen mit stärker spezifischem Sekundärstoffmuster entwickelt (Abb. 86). Auch die Burseraceen lassen sich hier unschwer anschließen.



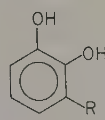
Acridin



Acronycin



Pilocarpin



Urushiol

2. *Familie:* Die **Meliaceae** (1400) sind wie fast alle Rutales tropische Holzpflanzen. Das Holz verschiedener Arten wird genutzt (z. B. Mahagoni).

3. *Familie:* **Simaroubaceae** (100). Bei den «Nutz»hölzern (als Magenmittel der Eingeborenen) der Simaroubaceae stehen Bitterstoffe im Vordergrund, die auf Grund biogenetischer Untersuchungen als Triterpenoide aufzufassen sind. *Quassia amara* und *Picrasma excelsa* liefern Bitterdrogen. In Parkanlagen findet man den aus China stammenden Götterbaum *Ailanthus altissima*.

4. *Familie:* **Burseraceae** (600) liefern harzartige Extrakte, u. a. Weihrauch (*Boswellia sacra* u. a. Arten) und Myrrhe (von *Commiphora*-Arten).

5. *Familie:* Die **Anacardiaceae** (600) lassen sich wegen ihrer Exkretgänge und intrastaminalen Diskus-Nektarien am besten an die Rutales anschließen, obwohl sie in ihren chemischen Merkmalen z. T. eigene Züge erkennen lassen. Die Exkretgänge führen ätherisch-ölreiche oder gummiartige Balsame, in manchen Fällen auch Milchsaft mit

eiweißartigen Kristallen. In den ätherischen Ölen überwiegen, soweit bekannt, Monoterpene. Wichtige Lieferanten für Balsame sind die *Pistacia*-Arten, besonders die auf der griechischen Insel Chios kultivierte *P. lentiscus var. chia* (liefert «Mastix»). Die Stammart ist ein bekannter Vertreter der mediterranen Macchienvegetation. Im Balsam von *Toxicodendron*-Arten (Giftsumach, Giftefeu; früher zur Gattung *Rhus* gerechnet) finden sich Hautreizstoffe, die eine gefährliche Kontaktdermatitis erzeugen können. Es handelt sich um Dihydroxybenzole (Brenzkatechin, Resorcin, Hydrochinon), mit langer, unverzweigter Seitenkette ($R = C_{15}$, C_{17} oder C_{19}) wie z. B. das Urushiol.

Außer diesen charakteristischen, auch noch bei *Ginkgo* (s. S. 90) und Proteaceen (s. S. 166) gefundenen Phenolen sind auch «gewöhnliche» Polyphenole und Gerbstoffe reichlich vorhanden.

Im Gegensatz zu den übrigen Rutales sind am B-Ring trihydroxylierte Procyanidine (Prodelphinidin) und Flavonole (Myricetin) weit verbreitet. Ellagsäure kommt ebenfalls vor. In Blättern und Rinden werden meist Galloylgerbstoffe akkumuliert, während in den Hölzern kondensierte Gerbstoffe überwiegen. Bedeutung für die Gerberei haben z. B. Extrakte aus den Blättern von *Rhus coriaria*, dem «Gerbersumach» und aus dem Holz von *Schinopsis*-Arten (*Schinopsis balansae* und *Sch. quebracho-colorado;* daher der irreführende Handelsname: «Quebrachoextrakt»).

In Parkanlagen kultiviert: *Rhus typhina,* der Essigbaum. Manche Anacardiaceen sind Obstbäume der Tropen, *Mangifera indica* liefert z.B. die Mango-Früchte. Von anderen werden die Samen als Nahrungs- und Genußmittel geschätzt: so z. B. die Cashew-Nüsse von *Anacardium occidentale* oder die Pistazien von *Pistacia vera* mit den bereits ergrünten Speicherkotyledonen.

Arznei- und Nutzpflanzen der Rutales

Rutaceae. *Citrus aurantium* L. ssp. *aurantium* (Flores, Folia, Pericarpium Aurantii; Fructus Aurantii immaturi), – ssp. *bergamia* (Oleum Bergamottae); *C. limon* (L.) Burm. (Oleum, Pericarpium Citri); *Citrus*-Arten (Citrusfrüchte: Apfelsine, Mandarine, Grapefruit, Pampelmuse, Zitrone u. a.); *Pilocarpus*-Arten (Folia Jaborandi; Pilocarpin); *Ruta graveolens* L. (Herba Rutae; Rutin).

Meliaceae. *Swietenia*-Arten (Mahagoniholz).

Simaroubaceae. *Quassia amara* L. und *Picrasma excelsa* (Sw.) Planch. (Lignum Quassiae).

Burseraceae. *Boswellia*-Arten («Weihrauch» = Olibanum); *Commiphora molmol* Engl. u. a. *C.*-Arten («Myrrhe» = Myrrha).

Anacardiaceae. *Anacardium occidentale* L. (Cashew-Nüsse); *Mangifera indica* L. (Mango-Früchte, reich an β-Carotin); *Pistacia vera* L. (Pistazien), *P. lentiscus* L. (Mastix); *Schinopsis*-Arten («Quebracho»-Gerbstoffextrakt).

7. Ordnung: Sapindales

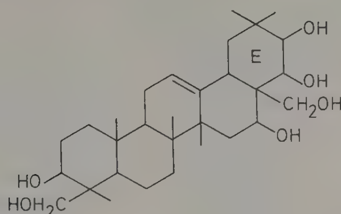
Im Unterschied zu den Rutales kommen hier keine Exkretbehälter vor und der Diskus ist zumindest zum Teil extrastaminal. Die Blüten sind schwach bis stark zygomorph. Der Cyclitol Quebrachitol wird in allen 3 genannten Familien in bemerkenswertem Maße akkumuliert. Eine weitere Übereinstimmung bezieht sich auf das Vorkommen von nichtproteinogenen ungesättigten Cyclopropyl-Aminosäuren.

Beim Stickstofftransport in den Leitungsbahnen wie bei der Stickstoffspeicherung spielen Allantoin und Allantoinsäure eine große Rolle (bezügl. Allantoin siehe auch S. 271).

Gerbstoffe und Polyphenole kommen allgemein vor, insbesondere Procyanidine und davon abgeleitete Gerbstoffe. Triterpen-Saponine scheinen in allen Familien verbreitet zu sein.

Bei den vorwiegend tropischen **Sapindaceae** (1500) sind die südamerikanischen *Paullinia*-Arten durch ihren Gehalt an den Purinbasen Coffein und Theobromin von besonderem Interesse. Die aus den Kotyledonen von *P. cupana* und *P. sorbilis* hergestellte «Pasta Guarana» ist mit 4–8% die

coffeinreichste Droge überhaupt. Aus den unreifen Früchten der Akee-Pflaume (Früchte von *Blighia sapida*) sind Hypoglycin A und B, stark hypoglykämisch wirksame Aminosäuren mit einem Cyclopropanring, isoliert worden.



Protoaescigenin

Zu den **Hippocastanaceae** (15) gehört die ursprünglich in den Gebirgen des Balkans heimische Roßkastanie, *Aesculus hippocastanum,* deren Samen besonders saponinreich sind (3–5%). Das «Aescin» ist ein Gemisch mehrerer, einander sehr ähnlicher Saponine mit Protoaescigenin und Barringtogenol als Aglyka, verschiedenen Zuckerketten und am Ring E veresterten kurzkettigen Säuren (Essig-, Angelica- oder Tiglinsäure). Es wird wegen antiödematöser und «kapillarabdichtender» Wirkungen in jüngster Zeit vielfach therapeutisch eingesetzt.

Bei den **Aceraceae** (150) ist die Zygomorphie schwach ausgebildet: im Androeceum sind nur 2×4 der ursprünglich 2×5 Staubblätter vorhanden und das Gynoeceum besteht aus 2 Fruchtblättern, die sich bei der Reife als geflügelte Spaltfrüchte voneinander lösen (Abb. 88). Einheimische Baumarten sind die großblättrigen *Acer pseudo-platanus* (Bergahorn) und *A. platanoides* (Spitzahorn) sowie der kleinblättrige *A. campestre* (Feldahorn). Der (Frühjahrs-)Blutungssaft nordamerikanischer Arten, besonders des Zuckerahorns *A. saccharum,* liefert Ahornsirup und saccharosereichen Ahornzucker.

Mit den Polygalaceae haben die Aceraceae das Vorkommen von Polygalitol (1,5-Anhydro-D-Sorbitol) gemeinsam.

Arznei- und Nutzpflanzen der Sapindales

Sapindaceae. *Paullinia cupana* H. B. K. U. A. ARTEN (Pasta Guarana, Coffein); *Blighia sapida* C. KÖNIG (Akeepflaume); *Litchi chinensis* SONN. (Litchipflaume); *Nephelium lappaceum* L. (Rambutan-Früchte)

Hippocastanaceae. *Aesculus hippocastanum* L. (Semen Hippocastani, Aescin).

Aceraceae. *Acer saccharum* MARSH. N. O.-Amerikas (Ahornsirup, Ahornzucker).



Abb. 88: *Acer platanoides* (Aceraceae). ♀ Blüte (vergr.) und Frucht (verkl.). (Nach WALT. MÜLLER, veränd.)

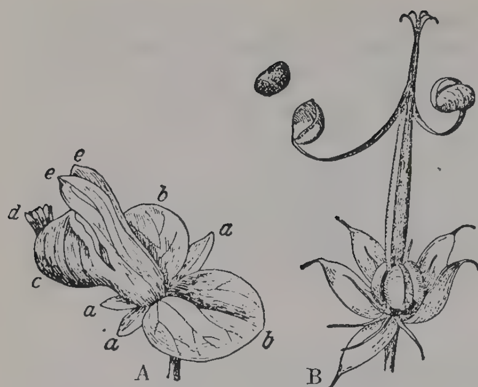


Abb. 89: A Blüte von *Polygala senega* (Polygalaceae), vergr. B Frucht von *Geranium sanguineum* (Geraniaceae) mit abschleuderndem Samen (1,6 ×): a grünliche, b korollinische Kelchblätter, c vorderes Kronblatt mit d Anhängsel, am Grunde mit den seitlichen Kronblättern (e) verwachsen (A nach Berg u. Schmidt, B nach Firbas.)

8. Ordnung: Polygalales

Die Polygalales mit der Familie der **Polygalaceae** (800) ähneln in ihrer Blüte scheinbar den Fabaceae: Auch hier sind die (meist 8) Staubblätter mit ihren Filamenten verwachsen – wenn auch zu einer offenen Rinne; die ebenfalls schmetterlingsartige Krone besteht jedoch aus 3 (etwas verwachsenen) Kronblättern, zu denen 2 der insgesamt 5 Kelchblätter, kronblattartig gefärbt, flügelartig hinzutreten (Abb. 89 A).

Mit den Sapindales teilen die Polygalales die reiche Saponinführung. Die nordamerikanische *Polygala senega* ist aus diesem Grunde in den Arzneischatz eingegangen. Eine Reihe von *Polygala*-(Kreuzblumen-) Arten sind einheimisch.

Holzanatomische, blütenbiologische und neuere serologische Untersuchungen sprechen dafür, auch die **Krameriaceae** (früher zu den Caesalpiniaceen gerechnet) zu den Polygalales zu stellen. *Krameria triandra,* ein in höheren Lagen der Anden wachsender Strauch, liefert als gerbstoffreiche Droge die Ratanhiawurzel.

Arzneipflanzen der Polygalales

Polygalaceae. *Polygala senega* L. (Radix Senegae); *P. amara* L. (Herba Polygalae).
Krameriaceae. *Krameria triandra* Ruiz et Pavon (Radix Ratanhiae).

9. Ordnung: Geraniales

Zu den Geraniales rechnen wir eine Reihe von zumeist krautigen Familien mit oft pentameren und pentazyklischen Blüten, die sich eng an die Rutales anschließen (S. 170). Allerdings fehlen ihnen die typischen Exkretbehälter der Rutales.

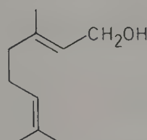
Vermutlich bestehen nicht zwischen allen hierzu gerechneten Familien engere Verwandtschaftsbeziehungen: Die u. a. auch serologisch sehr nahestehenden Erythroxylaceae und Linaceae mit ihren einfachen, ungeteilten Blättern könnten als Ordnung Linales abgetrennt werden, die z. T. holzigen Zygophyllaceae möglicherweise an die Sapindales angeschlossen werden, die senfölglykosidführenden Tropaeolaceae bei den Dilleniidae besser plaziert sein (vgl. S. 212), und selbst die Balsaminaceae mit ihren stark dorsiventralen Blüten sind u. a. durch ihren besonderen Chemismus hier nur vorläufig einzureihen.

1. *Familie:* **Oxalidaceae** (950). Noch freie Griffel findet man bei den Sauerkleegewächsen, für die eine Akkumulation löslicher (Kalium-) Oxalate charakteristisch ist. Einheimisch ist der weißblühende Wald-Sauerklee, *Oxalis acetosella.*

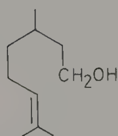
Die stark sauer schmeckende, gelegentlich auch nach Europa importierte Karambole ist die Frucht einer baumförmigen, tropischen Oxalidacee.

2. *Familie:* **Geraniaceae** (800). Die «Storchschnabelgewächse» haben schnabelförmig verlängerte Früchte (*Geranium*, Storchschnabel; *Erodium*, Reiherschnabel), die als Schleuder- bzw. Verbreitungsmechanismen fungieren (Abb. 89 B).

Als Reservestoffe treten Allantoin und Allantoinsäure (vgl. Sapindales) gehäuft auf. Polyphenole sind weit verbreitet, ebenso Gerbstoffe, die sich vorwiegend von der Gallussäure ableiten. Schwach dorsiventrale Blüten hat die süd- und mittelafrikanische Gattung *Pelargonium*, bei uns ihrer auffallenden Blüten wegen gern kultiviert. Die kleinen Drüsenhaare der Sprosse von *Pelargonium* und einigen *Geranium*-Arten enthalten ein ätherisches Öl, dessen Hauptbestandteile die Monoterpene Geraniol und Citronellol sind.



Geraniol

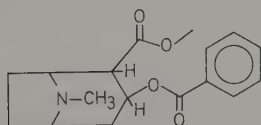


Citronellol

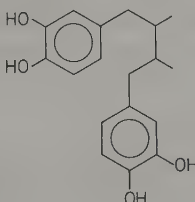
3. *Familie:* **Linaceae** (500). Die Blüten sind durchweg 5-zählig. Im Androeceum kann der innere Staubblattkreis reduziert oder ausgefallen sein (Tendenz zur Haplostemonie); nur selten sind die Staubblätter vermehrt. Der Fruchtknoten ist meist 5-fächrig, oft aber ist jedes Fach durch eine falsche Scheidewand noch mehr oder weniger vollständig geteilt. So entsteht z. B. beim Lein eine in 10 einsamige Fächer geteilte Frucht.

Bekanntester Vertreter der Familie ist der Lein oder Flachs (*Linum usitatissimum*), eine alte, seit dem Frühneolithikum in Mitteleuropa nachgewiesene Kulturpflanze. Die Bastfasern der Stengel liefern den Flachs, die Samen ein Öl, das wegen des hohen Gehaltes an stärker ungesättigten Fettsäuren (vorwiegend Linol- und Linolensäure) gut trocknet (autoxidiert). Bedingt durch den stark quellenden Schleim (Polysaccharid aus L-Galaktose, L-Arabinose, L-Rhamnose, D-Xylose und Galakturonsäure) der Samenschalen-Epidermis stellen die «Leinsamen» auch ein mildes Abführmittel dar. Der Gehalt an Blausäureglykosiden (Linamarin und Lotaustralin bzw. Linustatin und Neolinustatin als instabile genuine Diglykoside) ist bei üblicher Anwendung toxikologisch unbedenklich.

4. *Familie:* **Erythroxylaceae** (200), tropische Holzpflanzen, die den Linaceae nahestehen. Viele Vertreter, besonders *Erythroxylum coca*, der in den südamerikanischen Andenländern beheimatete Cocastrauch, führen Ecgonin- und Tropan-Alkaloide, unter denen das Cocain, ein –suchterregendes – Lokalanästhetikum, das bekannteste ist. Als Arzneimittel ist es heute praktisch bedeutungslos geworden, da synthetische Lokalanästhetika, für die Cocain jedenfalls zum Teil strukturell Vorbild gewesen ist, zur Verfügung stehen. Biogenetisch gehören die *Coca*-Alkaloide ebenso wie die verwandten Tropanabkömmlinge der Solanaceae und Convolvulaceae zu den Naturstoffen, bei denen Prolin



Cocain



Nor-Dihydroguajaretsäure

und Ornithin als Precursoren in Frage kommen. Ferner ist Acetat am Aufbau des Moleküls beteiligt.

5. *Familie:* **Zygophyllaceae** (250) sind besonders in Wüsten und Salzsteppen verbreitet. Sie sind reich an Lignanen. Pharmazeutisch von Interesse ist die aus dem Harz von *Larrea tridentata* (Kreosotstrauch) gewinnbare nor-Dihydroguajaretsäure («NDGA»), die als Antoxidans z. B. zur Stabilisierung oxidationsempfindlicher Vitamine verwendet werden kann.

Peganum harmala, die Steppenraute, enthält Alkaloide vom β-Carbolintyp, von denen das vor allem in den Samen akkumulierte Harmin halluzinogene Wirkungen besitzt.

Neben Triterpensaponinen kommen auch Steroidsaponine vor, die sonst ja – bis auf wenige Ausnahmen – auf die Monocotyledonen beschränkt sind.

Das aus dem Holz von *Guajacum*-Arten extrahierbare Harz wird als Reagenz zum Nachweis oxidierender Substanzen verwendet (Blaufärbung).

Die **Balsaminaceae** (450) können wir hier anschließen. Sie sind durch zygomorphe, lebhaft gefärbte Blüten ausgezeichnet.

Einzigartig für die Familie sind die Samenöle mit essigsäurehaltigen (bisher sonst nirgends mit Sicherheit nachgewiesen!) und parinarsäurehaltigen [bisher nur von einigen *Parinari*-Arten (Rosales) bekannt] Glyzeriden*. Auch das massenhafte Vorkommen von Oxalat-Raphiden ist für dicotyle Pflanzen ungewöhnlich.

Einheimisch bzw., eingebürgert sind die Springkräuter *Impatiens noli-tangere* bzw. *I. parviflora.* Das Ausschleudern der Samen geschieht durch momentanen Ausgleich der Gewebespannungen im Perikarp beim Zerfall (Berührung!) der Frucht.

Die **Tropaeolaceae** (80) mit den südamerikanischen Kapuzinerkressen, z. B. *Tropaeolum majus,* scheinen zwar zytologisch und embryologisch (tenuinucellate Samenanlagen, endospermfreie Samen mit geradem Embryo) der vorigen Familie nahezustehen, in ihrem Chemismus aber sind sie – mitsamt den Limnanthaceae – grundverschieden und könnten vielleicht besser in nähere Beziehung zu den Brassicaceae gerückt werden. Charakteristisch sind Senfölglukoside und Myrosinzellen, erucasäurehaltige Samenöle und ein Oxalatstoffwechsel, der mit dem der Brassicaceae übereinstimmt: In intakten Pflanzen kein Oxalat, Blattextrakte vermögen jedoch Glykolat und Glyoxylat zu Oxalat zu oxidieren.

Das Benzylsenföl von *Tropaeolum majus* wirkt antibakteriell und wird deshalb arzneilich genutzt.

Arznei- und Nutzpflanzen der Geraniales

Oxalidaceae. *Averrhoa carambola* L. (Karambole, «Baumstachelbeere»).

Linaceae. *Linum usitatissimum* L. (Semen, Oleum Lini; Flachs).

Erythroxylaceae. *Erythroxylum coca* Lam. (Folia Cocae; Cocain).

Zygophyllaceae. *Guajacum officinale* L. u. a. Arten (Lignum, Resina Guajaci; Guajazulen); *Larrea*-Arten (Nor-Dihydroguajaretsäure = NDGA).

Tropaeolaceae. *Tropaeolum majus* L. (Extr.; Benzylsenföl).

Die folgenden Ordnungen **Celastrales, Rhamnales, Santalales** und **Araliales** sind bereits stärker abgeleitet. In den weißlichen und gelblich-grünen, unscheinbaren und kleinen (und dann z. B. bei den Apiaceen zu Pseudanthien vereinigten) Blüten ist ein Staubblattkreis ausgefallen und die Zahl der Karpelle (meist 2) und Samenanlagen (meist 1 oder 2) reduziert. In den Blüten kommen Diskusbildungen verbreitet vor. Die Santalales sind im Zusammenhang mit dem (Halb-)Parasitismus stärker reduziert.

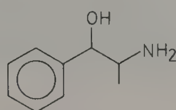
10. Ordnung: Celastrales

Die wichtigste Familie **Celastraceae** (850) ist reich an Dulcitol und am Polyterpen Guttapercha. Besonders *Euonymus*-Arten bieten sich zur Gewinnung der in Milchsaft-

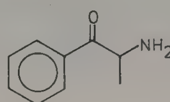
* Parinarsäure ist die △ 9, 11, 13, 15-Octadecatetraensäure.

schläuchen abgelagerten kautschukartigen Gutta an (Gutta ist im Gegensatz zum cis-Polyisopren Kautschuk optisch anisotrop, d. h. doppelbrechend und aus Isoprenresten in trans-Form aufgebaut; Guttapercha ist die Mischung aus Gutta und Harz). Die bekannteste einheimische Celastraceen-Art ist das «Pfaffenhütchen», *Euonymus europaea*. Ihre giftigen Samen (Digitaloide und Alkaloide) sind von einem durch Carotinoide leuchtend gelb bis rot gefärbten Arillus umgeben. In vielen Celastraceen sind Alkaloide, vorzüglich Proto- und Pseudoalkaloide verbreitet. Vor allem kompliziert gebaute Sesquiterpen-Esteralkaloide scheinen ein spezifisches Familienmerkmal zu sein.

Derartige Verbindungen (Catheduline) kommen auch in *Catha edulis* vor. Für die Blätter (bzw. die Rinde junger Triebe) des Khatstrauchs, im arabischen Raum schon seit ältesten Zeiten als Stimulans und Genußmittel im Gebrauch, sind jedoch andere, ZNS-wirksame Inhaltsstoffe von Bedeutung: Das schon lange bekannte (+)-Nor-pseudoephedrin (= «Cathin»), als synthetische Substanz auch fragwürdiger Bestandteil von Schlankheits- und Abmagerungspräparaten («Appetitzügler»); ferner das Diastereomere (−)-Norephedrin sowie das Cathinon [(S)-(−)-α-Aminopropriophenon]. Dieses Khatamin ist zweifellos die eigentliche ZNS-aktive Substanz, die aber beim Trocknen der Droge in das fünffach schwächer wirksame Cathin umgewandelt wird. Dies erklärt auch, warum nur frische Ware zum Khatkauen geeignet ist und die Droge außerhalb der Anbaugebiete (Arabischer Raum; Kenia) keine Rolle spielt.



Cathin



Cathinon

Arzneipflanzen der Celastrales

Celastraceae. *Catha edulis* (VAHL.) FORSK. («*Khat*»; Cathin = D-Nor-pseudoephedrin)

11. Ordung: Rhamnales

mit den beiden Familien Rhamnaceae und Vitaceae. Ihre Blüten sind haplostemon, wobei im Gegensatz zu den Celastrales der vor den Kronblättern stehende Staubblattkreis erhalten geblieben ist.

1. *Familie:* **Rhamnaceae** (900). Holzpflanzen mit ungeteilten Blättern und Nebenblättern und mit radiären, kleinen, grünlich-gelben Zwitterblüten. Perianth oft mehr oder weniger perigyn an einer schüssel- bis röhrenförmigen Blütenachse. Charakteristisch ist ferner ein intrastaminaler Diskus.

Viele Vertreter der Familie enthalten Anthraglykoside. Eine wichtige Abführdroge gewinnt man aus der Rinde des einheimischen Faulbaumes *Frangula alnus* (Abb. 90; Blüten zwittrig, 5-zählig) sowie des nordamerikanischen Faulbaums *Rhamnus purshianus*. Auch andere Rhamnaceen-Rinden sind als Abführdrogen im Handel anzutreffen, so z. B. von *Rhamnus alpinus spp. fallax* (Südosteuropa) oder von *Rhamnus catharticus*, dem Kreuzdorn (Blüten zweihäusig verteilt, 4-zählig), dessen Steinfrüchte ebenfalls Anthraglykoside enthalten.

Während in der Faulbaumrinde, die erst nach einjähriger Lagerung als Droge benutzt werden sollte (Oxidation der in frischer Rinde enthaltenen Anthron- bzw. Dianthronverbindungen), O-Glykoside vorherrschen, z. B. das Glukofrangulin, ein Frangulaemodin-6α-rhamnosid-8β-glukosid, kommen in der amerikanischen Faulbaumrinde überwiegend C-Glykosylverbindungen, nämlich Aloine und die sogenannten Cascaroside (gemischte C- und O-Glykoside) vor; vgl. auch Aloe, S. 287.



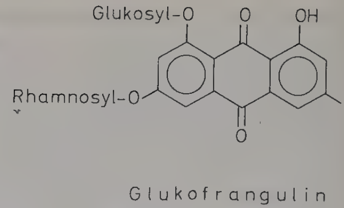


Abb. 90: *Frangula alnus* (Rhamnaceae). Blühender und fruchtender Sproß (½x; nach KARSTEN) sowie Blüte im Längsschnitt (vergr.).

In letzter Zeit sind in der Familie auch verschiedene Alkaloide gefunden worden, von denen vor allem Cyclopeptidalkaloide (mit einem 1,2-Dehydrotyraminrest im Molekül) in struktureller Hinsicht interessante Verbindungen sind.

Zu den **Vitaceae** (700) gehört die Weinrebe *Vitis vinifera,* eine alte Kulturpflanze mit sympodialem Sproßaufbau und Sproßranken. Bei einigen *Parthenocissus*-Arten («Wilder Wein») sind die Rankenenden zu Haftscheiben umgewandelt. Die in der Familie reichlich vorhandenen Gerbstoffe sind z. B. charakteristische Bestandteile eines «schweren» Rotweins.

Arznei- und Nutzpflanzen der Rhamnales

Rhamnaceae. *Frangula alnus* MILL. (Cortex Frangulae), *Rhamnus purshianus* DC. (Cortex Rhamni purshiani), *R. catharticus* L. (Fructus Rhamni cathartici).

Vitaceae. *Vitis vinifera* L. (Wein).

12. Ordnung: Santalales

Eine relativ ursprüngliche Stellung innerhalb der Ordnung nehmen die tropischen, Celastrales-ähnlichen **Olacaceae** (230) ein, die meist noch voll autotroph leben. Sie liefern eine auch heute noch – oder wieder – als Aphrodisiacum geltende Droge: das brasilianische Potenzholz von *Ptychopetalum olacoides.*

Die einheimischen *Thesium*-(Leinblatt-)Arten gehören zu den im Boden wurzelnden **Santalaceae** (400), die immergrüne, dichasial verzweigte Mistel (*Viscum album*) und Eichenmistel (*Loranthus europaeus*) zu den meist in Stämmen holziger Wirtspflanzen durch Haustorien befestigten **Loranthaceae** (1400). Alle diese Arten sind grüne Halbschmarotzer. Der Verbreitung von Misteln und Eichenmisteln ist der in den Früchten vorhandene Schleim bzw. Kautschuk dienlich.

Die Suche nach wirksamen Inhaltsstoffen wird durch die innigen Stoffwechselbeziehungen mit den verschiedenen Wirtsarten erschwert, deren Inhaltsstoffspektren sich teilweise im Parasiten wiederfinden. Immerhin läßt sich z. Zt. folgendes feststellen: Die

in morphologischer Hinsicht ursprünglicheren Santalaceae sind durch einen charakteristischen Fettsäurestoffwechsel ausgezeichnet. Sowohl die Blattlipoide als auch insbesondere die Samenöle enthalten Triglyzeride, an deren Aufbau Polyinfettsäuren beteiligt sind. Aus dem Holz von *Santalum*-Arten stammen die – offenbar nicht in besonderen Ölidioblasten abgelagerten – «Sandelöle». *Santalum album* liefert das «echte» Sandelöl, das überwiegend aus Sesquiterpenalkoholen besteht.

Die Sprosse der Mistel, *Viscum album,* stellen eine alte (Zauber-) Droge dar. Extrakte der Mistel besitzen heute wegen der ihnen zugeschriebenen, jedoch nicht unumstrittenen cancerostatischen Wirkungen therapeutisches Interesse. Als verantwortliche Inhaltsstoffe kommen (bei parenteraler Anwendung) einerseits gewebsnekrotisierende Polypeptide, sog. Viscotoxine, in Frage, zum anderen zeigen die Lektine der Mistel mit ihrem spezifischen Bindungsvermögen an Zelloberflächen bei der Injektion in Krebsgewebe deutliche Hemmwirkungen. Darüberhinaus wird eine Steigerung der Immunabwehr diskutiert. Die verbreitete Verwendung von Mistelpräparaten oder Misteltee zur Senkung überhöhten Blutdrucks ist (bei peroraler Anwendung!) unbegründet.

Arznei- und Nutzpflanzen der Santalales

Olacaceae. *Ptychopetalum olacoides* Benth. (Lignum Muira puama).
Santalaceae. *Santalum album* L. (Lignum Santali album; Sandelholzöl).
Loranthaceae. *Viscum album* agg. (Herba Visci; Extr.).

13. Ordnung: Araliales

Die Araliales sind in ihrer Mehrzahl durch geteilte und zusammengesetzte Blätter, Exkretgänge mit ätherischen Ölen und Diskusbildungen charakterisiert und schließen damit eng an die Rutales-Sapindales an. Im Gegensatz zu diesen ist der Fruchtknoten der Araliales aber unterständig.

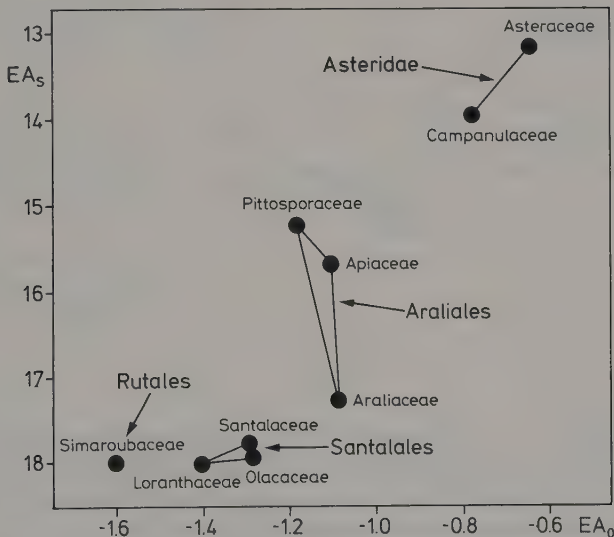
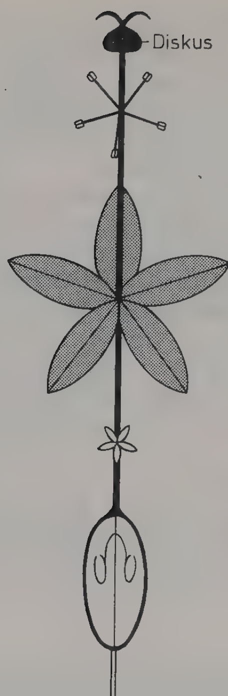


Abb. 91: C-Kettenlänge EA_s (Ordinate) in Abhängigkeit vom mittl. Oxidationsgrad EA_o (Abszisse) der Polyacetylene von Familien der Rosidae und Asteridae. (Nach O. R. Gottlieb, 1982; vgl. auch Tab. 4).



Griffel: meist (bei den Apiaceae immer) 2, am Grunde mit dem Diskus zu einem Griffelpolster verwachsen.

A: fast immer 5 und episepal, d. h. über den Kelchblättern stehend.

C: meist 5, vorwiegend weißlich gefärbt.

K: meist 5, unscheinbar bis undeutlich klein.

G: unterständig, aus (∞ –) 5–2 (–1), bei den Apiaceae immer aus 2 Karpellen gebildet. Fruchtknoten gefächert, mit je 1 Samenanlage. Diese ist tenuinucellat und unitegmisch. Frucht eine Beere, Steinfrucht (Araliaceae) oder eine in 2 Teilfrüchte zerfallende Spaltfrucht (Apiaceae).
Samen mit stark entwickeltem Endosperm (Bildung: nukleär) und kleinem Embryo.

Blü: klein, in dichten, verzweigten Blütenständen, bei den Apiaceae in Dolden bzw. Doppeldolden («Umbelliferae»).

Bl: meist 1– mehrfach gefiedert oder gefingert, wechselständig, oft (Apiaceae) mit auffälliger, z. T. aufgeblasener Blattscheide.

Pfl: vorwiegend (Araliaceae) oder selten Holzgewächse (Apiaecae).

Ätherische Öle, Harze, Gummen in schizogenen Exkretgängen
Polyacetylenverbindungen
Petroselinsäure
Triterpen-Saponine

Bauplan der Araliales

Im Chemismus sind neben ätherischen Ölen, Harzen und Gummen insbesondere Polyacetylenverbindungen (= Polyine) zu nennen. In den Samen kommt Petroselinsäure vor. Beziehungen zu zuvor genannten Rosidae-Familien kommen durch manche Gemeinsamkeiten in Sekundärstoffen zum Ausdruck:

- Exkrete, insbesondere ätherische Öle sind u. a. bei Rutales verbreitet,
- Petroselinsäure ist im Samenöl von *Picrasma* (Simaroubaceae) nachgewiesen,
- Cumarinverbindungen kommen bei Araliales und Rutaceen vor,

Tab. 4. Übersicht über Kettenlänge und Oxidationsgrad bei den bisher bekannten Polyacetylenverbindungen der Angiospermen, ohne Einzelvorkommen in Annonaceae, Fabaceae, Goodeniaceae, Myoporaceae und Sterculiaceae.
(Nach einer Zusammenstellung von O. R. GOTTLIEB (1982) und Strukturaufklärungen insbesondere von BOHLMANN)

	C_8	C_9	C_{10}	C_{11}	C_{12}	C_{13}	C_{14}	C_{15}	C_{16}	C_{17}	C_{18}	C_{19}	C_{21}	D	EA_O	EA_S
Simaroubaceae											$\frac{1}{-1.6}$			1	−1.60	18.0
Loranthaceae											$\frac{2}{-1.4}$			2	−1.40	18.0
Santalaceae										$\frac{4}{-1.3}$	$\frac{12}{-1.3}$			16	−1.30	17.8
Olacaceae										$\frac{1}{1.2}$	$\frac{12}{-1.3}$			13	−1.29	17.9
Pittosporaceae						$\frac{2}{-1.2}$		$\frac{9}{-1.2}$		$\frac{4}{-1.2}$				15	−1.20	15.3
Araliaceae										$\frac{4}{-1.1}$	$\frac{2}{-1.1}$			6	−1.10	17.3
Apiaceae			$\frac{3}{-0.8}$	$\frac{2}{-1.0}$	$\frac{1}{-1.0}$	$\frac{32}{-1.0}$	$\frac{1}{-1.0}$	$\frac{13}{-1.1}$	$\frac{6}{-1.1}$	$\frac{84}{-1.2}$	$\frac{4}{-1.0}$	$\frac{1}{-0.8}$	$\frac{1}{-1.1}$	148	−1.12	15.7
Campanulaceae							$\frac{11}{-0.8}$							11	−0.80	14.0
Asteraceae	$\frac{4}{-0.7}$	$\frac{13}{-0.3}$	$\frac{130}{-0.6}$	$\frac{45}{-0.5}$	$\frac{132}{-0.4}$	$\frac{327}{-0.5}$	$\frac{160}{-0.8}$	$\frac{41}{-1.0}$	$\frac{39}{-1.1}$	$\frac{111}{-1.1}$	$\frac{20}{-1.2}$			1022	−0.67	13.2

Für alle Verbindungen einer C-Kettenlänge ist angegeben: (Zähler) Zahl der Verbindungen und (Nenner) mittlerer Oxidationsgrad, der sich für die C-Bindungen berechnet durch −1 für C−H, 0 für C−C und +1 für C−O oder ein anderes Heteroatom

D = Gesamtzahl der Verbindungen pro Familie
EA_O = Mittlerer Oxidationsgrad für die Gesamtzahl der Verbindungen pro Familie
EA_S = Mittlere C-Kettenlänge für die Gesamtzahl der Verbindungen pro Familie

– Polyacetylenverbindungen werden auch für Simaroubaceen und Vertreter der Santalales angegeben (Tab. 4 und Abb. 91) und lassen besonders deutlich die Ursprünglichkeit der C 18-Verbindungen erkennen, die sich erst in den – krautigen! – Umbelliferen zu einer Fülle von insbesondere kürzerkettigen und höher oxidierten Derivaten entwickelten; die Einzelvorkommen der Polyacetylene in Annonaceen, Sterculiaceen, Fabaceen, Goodeniaceen und Myoporaceen haben in diesem Zusammenhang dagegen keine Aussagekraft.

Auf die mit den Araliales verwandten **Pittosporales** (*Pittosporum tobira* ist ein im Mediterrangebiet gern gepflanzter Strauch mit starkduftenden Blüten) wird hier nur verwiesen.

Über den Bauplan unterrichtet S. 182.

Wir unterscheiden zwei sicher sehr nahe verwandte Familien, Araliaceae und Apiaceae, die auch in ihren chemischen Merkmalen eine Reihe von Gemeinsamkeiten erkennen lassen:

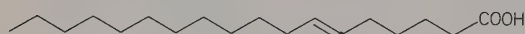
1. **Ätherische Öle, Harze** und **Gummen** in schizogenen Exkretgängen. Wenn auch wenig über den Inhalt der Exkretgänge der Araliaceae bekannt ist, so sind doch immerhin mehrfach auffällige Geruchsübereinstimmungen zwischen Vertretern beider Familien festgestellt worden (z. B. Ginseng-Angelica).

2. In den Samenölen sind Petroselinsäure und Petroselidinsäure wichtige, z. T. Hauptbestandteile.

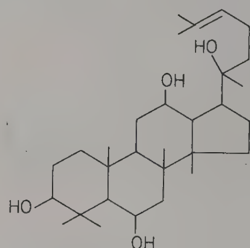
3. Das in den Wurzeln vieler Apiaceae häufig vorkommende Polyin-Keton Falcarinon ist zumindest für den Efeu (Araliaceae) nachgewiesen worden. Der entsprechende Alkohol Falcarinol ist mit dem Panaxinol aus *Panax ginseng* (sowie dem Carotatoxin aus *Daucus carota*) identisch.

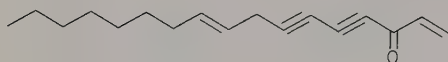
4. Triterpensaponine sind vor allem bei den Araliaceae, aber auch häufig in den Unterfamilien Hydrocotyloideae und Saniculoideae der Apiaceae anzutreffen.

Bei den Apiaceae sind über diese Gemeinsamkeiten hinaus weitere charakteristische Inhaltsstoffe bekannt; dabei sollte allerdings berücksichtigt werden, daß sie intensiver untersucht worden sind als die Araliaceae.



Petroselinsäure (cis-Form)
Petroselidinsäure (trans-Form)





Falcarinon

Protopanaxatriol

1. *Familie:* **Araliaceae** (700). Überwiegend im trop.-subtropischen Asien und Amerika beheimatete (meist Holz-)Pflanzen; einheimisch nur der Efeu, *Hedera helix*. Meist 5 Karpelle, die gewöhnlich eine Beere bilden; kein Karpophor.

An Inhaltsstoffen sind Triterpen-Saponine verbreitet, die z. B. für die Wirkung der als Antitussivum und Sekretolytikum arzneilich verwendeten Extrakte aus Efeublättern verantwortlich sein dürften. Auch in den Wurzeln von *Panax ginseng* sind verschiedene – tetracyclische – Triterpensaponine [Panaxoside mit den Aglyka Protopanaxadiol bzw. -triol (20 S); Dammaran-Abkömmlinge] nachgewiesen worden. Ginseng, eine alte asiatische Wunderdroge, wird in Form zahlreicher Arzneispezialitäten als «Tonikum»,

«Roborans», «Geriatrikum» usw. angepriesen; gleiches gilt neuerdings auch für Extrakte von *Acanthopanax senticosus* (= *Eleutherococcus senticosus*), dem Teufelsbusch («Taigawurzel»).



Abb. 92: Apiaceae. A *Conium maculatum*, Sproß (½ ×). B *Ammi majus*, Blüte (ca. 12 ×) mit d Diskus, g Griffel und f Fruchtknoten. C D Umbelliferen-Früchte: C *Carum carvi*, Spaltfrucht, gesamt und längs (10 ×) mit cp Karpophor, em Embryo, e Endosperm, s Samenschale und f Perikarp; D *Foeniculum vulgare,* Frucht quer (20 ×) mit frw Fruchtwand, sa Samenschale, end Endosperm, cpp Karpophor, ra Raphenbündel, lb Leitbündel, ex Exkretgänge. (A aus Kosmos, B nach Thellung, C nach Berg & Schmidt, D nach Weber.)

2. *Familie:* **Apiaceae** (3000) = «Umbelliferen», Doldengewächse. Im Gegensatz zur vorigen Familie handelt es sich bei den Apiaceae um fast immer krautige, hauptsächlich in temperierten Gebieten beheimatete Pflanzen. Mit knapp 100 Arten sind sie in unserer Flora vertreten. Die Blätter sind wechselständig und meist mehrfach gefiedert mit auffällig vergrößerten Blattscheiden. Die Blüten [✳ K5 C5 A5 G($\overline{2}$) stehen in der Regel in Doppeldolden mit Tragblättern, die als «Hüllen» bzw. «Hüllchen» bezeichnet werden. Dem aus 2 Karpellen gebildeten Fruchtknoten sitzt ein Griffelpolster als Nektarium auf. Der Fruchtbau ist bezeichnend und gestattet eine weitere Untergliederung der Familie. In den 5 (Haupt-)Rippen verlaufen die Leitbündel, in den dazwischenliegenden 4 Außenriefen («Tälchen») und beiden Seiten der Fugenfläche die 6 schizogenen Exkretgänge («Ölstriemen», Abb. 92), deren Zahl z. B. bei der Anisfrucht stark erhöht sein kann. In der Mitte der Fugenfläche zwischen beiden Karpellen findet

man in Fortsetzung der Achse einen Sklerenchymfaserstrang. Er ist nach oben hin gespalten und trägt als sogenannter Karpophor die beiden reifen Teilfrüchte (Spaltfrucht!), bei denen ähnlich wie bei den Asteraceen-Achänen Perikarp und Samenschale verwachsen sind. Das mächtige Endosperm enthält einen sehr kleinen Embryo und ist reich an fettem Öl und Aleuronkörnern mit je einer kleinen Calciumoxalatdruse im Innern; Stärke fehlt.

Die Mehrzahl der Apiaceen wird zur Unterfamilie Apioideae gestellt. *Eryngium* (z. B. *E. maritimum,* die Stranddistel) mit köpfchenartigen Pseudanthien, *Astrantia* und *Sanicula* mit einfachen Dolden gehören zur Unterfamilie Saniculoideae, während der einheimische Wassernabel, *Hydrocotyle vulgaris,* mit kreisrunden, schildförmigen Blättern zur Unterfamilie Hydrocotyloideae zählt. Das aus dem asiatischen Wassernabel, *Centella* (*Hydrocotyle*) *asiatica,* isolierte Triterpensaponin Asiaticosid wird zur Unterstützung und Beschleunigung der Wundbehandlung therapeutisch eingesetzt.

Chemische Charakteristika:

1. Der Gehalt an **ätherischen Ölen** in Wurzel, Kraut und Früchten bedingt die Verwendung vieler Apiaceae als Gewürz- und Arzneipflanzen. Hierbei können als Hauptbestandteile des ätherischen Öls sowohl Terpenkörper (T) wie Phenylpropankörper (P) auftreten. Das Vorkommen von «chemischen Rassen» ist zu beachten. Früchte: *Coriandrum sativum,* Koriander, mit vorwiegend (+)-Linalool (T); *Carum carvi,* Kümmel, mit vorwiegend (+)-Carvon (T), beide als Karminativa, Spasmolytica und Stomachica im Gebrauch; *Foeniculum vulgare,* Fenchel, und *Pimpinella anisum,* Anis, in beiden überwiegend Anethol (P), als sekretolytisch wirksame Expektorantien und Karminativa genutzt; *Petroselinum crispum,* Petersilienfrüchte, Myristicin (P), Apiol (P) oder Allyltetramethoxybenzol («chemische Rassen») vorherrschend; *Oenanthe aquatica,* Wasserfenchel, mit vorwiegend β-Phellandren (T). Kraut: Als Gewürze finden *Petroselinum crispum* (Petersilie), *Anethum graveolens* (Dill), *Levisticum officinale* («Maggikraut»), *Apium graveolens* (Sellerie) u. a. Verwendung.

Wurzel: Auch in den – oft rübenartig verdickten – Wurzeln sind ätherische Öle enthalten. Während *Petroselinum crispum ssp. tuberosum* und *Levisticum officinale* diuretisch wirkende Drogen liefern, sind Auszüge der Wurzeln von *Angelica archangelica* und *Pimpinella saxifraga* als Stomachica, aber auch zur äußerlichen Anwendung (als hautreizende Mittel bzw. zum Gurgeln) in Gebrauch.

2. **Cumarinverbindungen:** Neben einfachen Cumarinen, die sich von der unsubstituierten cis-Zimtsäure ableiten (z. B. das verbreitet vorkommende Umbelliferon, ein Hydroxycumarin), liefern die Apiaceae (nur Apioideae) eine Fülle von solchen cumarinartigen Verbindungen, die sich allesamt von der im Lignin-Biosyntheseweg auftretenden p-Cumarsäure ableiten. Sie kommen bevorzugt in Wurzeln und Früchten (z. B. Pimpinellin) vor. Solche Verbindungen sind unlängst von großem Interesse geworden, liefern sie doch ein eindrucksvolles Beispiel für eine co-evolutive Entwicklung bei Pflanze und Tier.

Während dem Precursor p-Cumarsäure keine deterrenten Wirkungen zukommen, besitzen Hydroxycumarine und die davon abgeleiteten Furanocumarine als Sekundärstoffe deterrente Aktivität gegenüber Herbivoren und phytophagen Organismen; sie wirken darüberhinaus als Phytoalexine und gegenüber manchen Pflanzenarten als Keimungsinhibitoren. Hierbei nimmt die Toxizität von (2) über (3) nach (4) hin zu, vgl. dazu Tab. 5.

Die höhere Toxizität gegen phytophage Insekten von (3) gegenüber (2) erklärt sich durch das Vorhandensein einer Doppelbindung im Furanring, wodurch nach Einwirkung von UV-Licht die DNA inaktiviert wird (Photosensibilisierung). Die Raupen der Lepidoptere *Spodoptera eridania* ernähren sich ohne Schaden von hydroxycumarinhal-

Tab. 5. Die Verbreitung von Cumarinverbindungen in Angiospermen (Nach BERENBAUM 1982).

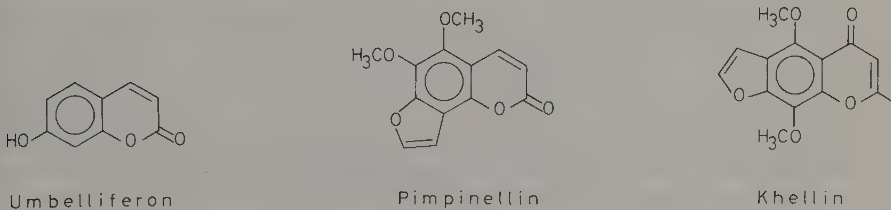
Precursoren,	Cumarinverbindungen	und ihre Verbreitung im Pflanzenreich
↓ Zimtsäure →	Cumarine (1)	in mindestens 33 Familien
↓ p-Cumarsäure →	Hydroxycumarine (2) (z. B. Umbelliferon) ↓	in mindestens 31 Familien
	lineare Furanocumarine* (3) ↓	in ca. 23 Gattungen der Apiaceen, in ca. 19 Gattungen der Rutaceen sowie in Einzelvertretern von Leguminosen und 5 weiteren Familien
	anguläre Furanocumarine* (4)	in ca. 10 Gattungen der Apiaceen und 2 Gattungen der Leguminosen

* die entsprechenden Pyranocumarine haben eine ähnliche Verbreitung

tigem Pflanzenmaterial, Furanocumarine in der Nahrung hingegen bedingen in Gegenwart von UV-Licht hochgradige Mortalität. Andere Schmetterlingsraupen haben sich dadurch angepaßt, daß sie Wirtsblätter einrollen und dadurch vor dem UV-Licht geschützt überleben.

Die auf Apiaceen lebenden Raupen des Schwalbenschwanzes *Papilio polyxenes* nehmen beim Fressen lineare Furanocumarine ohne Schaden auf, während durch Angelicin, ein anguläres Furanocumarin, in der künstlichen Diät die Fruchtbarkeit dieser Art drastisch reduziert wird. Die Ursache der stärkeren Toxizität der angulären gegenüber den linearen Furanocumarinen ist nicht bekannt (die Phototoxizität ist geringer bis ganz fehlend).

Aufgrund der abgestuften Toxizität der verschiedenen Cumarinderivate läßt sich eine abhängige Evolution und Radiation von Umbelliferen und Insekten gut vorstellen. Während viele monotypische Gattungen der Umbelliferen und Gattungen mit stark eingeschränkter geographischer Verbreitung keine Furanocumarine produzieren, enthalten die meisten holarktisch verbreiteten, in viele Arten gegliederten Gattungen als evolutiv stärker fortgeschritten neben linearen auch anguläre Furanocumarine, wie z. B. *Bupleurum* (150 Arten), *Angelica* (80), *Heracleum* (70), *Ligusticum* (25), *Pastinaca* (15), *Peucedanum* (120), *Pimpinella* (150) und *Seseli* (80). Gleichzeitig haben manche herbivoren Insekten detoxifizierende Mechanismen entwickelt, die es ihnen ermöglichen, die Cumarinderivate der Evolutionsstufe (2), (3) oder (4) zu tolerieren. Die derartig adaptierten Insekten haben sich dann ihrerseits jeweils spezialisiert und in viele nahestehende Arten aufgespalten.



Umbelliferon   Pimpinellin   Khellin

Als Inhaltsstoffe von Arzneipflanzen und Drogen spielen die verschiedenen Cumarinverbindungen wegen ihrer spasmolytischen oder coronargefäßerweiternden Wirkungen eine Rolle. Von den photosensibilisierenden linearen Furanocumarinen hat das 8-Methoxypsoralen (8-MOP, früher auch als Xanthotoxin bezeichnet), das mit dem Thymin der DNA ein Photoaddukt bildet, als Reinsubstanz therapeutische Bedeutung erlangt: Es wird am Menschen zur Photochemotherapie der als Psoriasis (Schuppenflechte) bekannten Hautkrankheit eingesetzt (PUVA-Therapie: Psoralen + UV A Licht).

Als photosensibilisierende Pflanzen sind vor allem *Heracleum*-Arten zu nennen: *H. sphondylium,* der einheimische Wiesenbärenklau als Ursache der «Wiesendermatitis» und die aus dem Kaukasus stammende, vielfach verwilderte Herkulesstaude (= Riesenbärenklau, 3 bis 4 m hoch werdend) *H. mantegazzianum,* die nicht selten zu schweren Hautentzündungen führt.

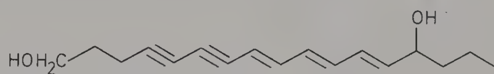
Coronargefäßerweiternde Wirkungen werden auch für strukturell (nicht biogenetisch) nahe verwandte Verbindungen angegeben, die in den Früchten von *Ammi visnaga* vorkommen und therapeutisch genutzt werden: Khellin, Visnagin und weitere Verbindungen sind Furano-2 Methyl-γ-Chromonderivate, während das Visnadin (und Verwandte) zur Gruppe der Pyranocumarine gehört.

Durch eine Vielzahl von Cumarinen und z. T. auch photosensibilisierend wirkenden Furano- und Pyranocumarinen sind auch die Rutaceae gekennzeichnet, möglicherweise ein Ausdruck der auch anderweitig belegbaren Verwandtschaftsbeziehungen.

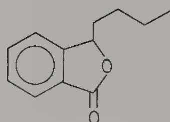
3. **Polyacetylenverbindungen,** *Conium*-Alkaloide, Alkylphthalide und die schon erwähnten γ-Chromone als charakteristische Inhaltsstoffe der Apiaceae können insofern hier zusammengefaßt werden, als an ihrem Aufbau Acetateinheiten einen überwiegenden Anteil haben.

a) In den bisher untersuchten Arten der Apiaceae sind ca. 150 Polyacetylenverbindungen nachgewiesen worden (Tab. 4). Ein derartig gehäuftes Vorkommen findet man nur noch bei den Asteraceen, was für die Diskussion über deren «Ableitung» (S. 191) von Interesse ist.*

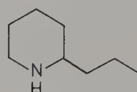
Am häufigsten kommt das auch bei den Araliaceae gefundene C_{17}-Polyin Falcarinon vor. Die Giftigkeit mancher Apiaceae, z. B. des Wasserschierlings (*Cicuta virosa*) oder der Hundspetersilie (*Aethusa cynapium*) beruht auf toxischen, allerdings leicht zersetzlichen Acetylenverbindungen (Polyinen), z. B. Cicutoxin.



Cicutoxin



n-Butylphthalid



Coniin

* Gleiches gilt auch für das Vorkommen von Guajanoliden und Germacranoliden (sesquiterpenoiden Bitterstoffen) in einer Reihe von Gattungen der Apiaceae.

b) **Coniin** und verwandte Piperidinabkömmlinge sind curareähnlich wirkende Alkaloide des gefleckten Schierlings (*Conium maculatum*), einer auch bei uns an Ruderalstellen vorkommenden Giftpflanze.

c) **Alkylphthalide** wie das N-Butylphthalid u. ä. sind die aus *Angelica-*, *Apium-*, *Meum-* und *Levisticum*-Arten isolierten, für den charakteristischen (Maggi-)Geruch verantwortlichen Bestandteile des ätherischen Öls dieser Pflanzen.

Während als Produkt des Fettstoffwechsels die schon erwähnte Petroselinsäure der Samenöle hervorgehoben werden kann, ist charakteristisch für den Kohlenhydratstoffwechsel die Bildung des Trisaccharids Umbelliferose und von Mannitol. Bemerkenswert ist auch der oftmals hohe Pektingehalt der Wurzeln vieler Apiaceae: *Daucus carota* wird zur technischen Pektingewinnung herangezogen.

Gummiharze, z. T. mit stark riechenden, schwefelhaltigen Verbindungen (Disulfide) sind bei den in asiatischen Steppen wachsenden *Ferula*-Arten häufig (z. B. Asa foetida, der «Teufelsdreck»).

Arznei- und Gewürzpflanzen der Araliales

Araliaceae. *Acanthopanax (Eleutherococcus) senticosus* Harms («Taigawurzel»; Extr.); *Hedera helix* L. (Folia Hederae; Extr.); *Panax pseudoginseng* Wall. (Radix Ginseng; Extr.).

Apiaceae. *Ammi visnaga* (L.) Lam. (Fructus Ammi visnagae; Extr.; Khellin); *Anethum graveolens* L. (Fructus Anethi, Dill); *Angelica archangelica* L. (Fructus, Radix Angelicae, Engelwurz); *Carum carvi* L. (Fructus, Oleum Carvi, Kümmel); *Centella asiatica* (L.) Urb. (Extr.; Asiaticosid); *Coriandrum sativum* L. (Fructus Coriandri, Koriander); *Daucus carota* L. *ssp. sativus* (Hoffm.) Arcang. (Pektin; β-Carotin); *Dorema ammoniacum* D. Don. (Ammoniacum); *Ferula assa-foetida* L. (Asa foetida, «Teufelsdreck»); *F. gummosa* Boiss. (Galbanum); *Foeniculum vulgare* Mill. (Fructus, Oleum Foeniculi, Fenchel); *Levisticum officinale* Koch. (Radix Levistici, Liebstöckel, Maggikraut); *Petroselinum crispum* (Mill.) Nym. *ssp. crispum* (Fructus, Radix Petroselini, Petersilie); *Pimpinella anisum* L. (Fructus, Oleum Anisi, Anis); *Trachyspermum ammi* (L.) Sprague (Fructus Ajowani).

Gemüsepflanzen der Araliales

Apiaceae. *Apium graveolens* L. *var. rapaceum* (Mill.) Gaud. (Sellerie); *Chaerophyllum bulbosum* L. (Kerbelrübe); *Daucus carota* L. *ssp. sativus* (Hoffm.) Arcang. (Mohrrübe, Möhre, Gelbe Rübe, «Wurzel»); *Foeniculum vulgare* Mill. *var. azoricum* (Mill.) Thell. (Gemüsefenchel); *Pastinaca sativa* L. (Pastinak); *Petroselinum crispum* (Mill.) Nym. *ssp. tuberosum Soo (Wurzelpetersilie)*.

Literatur Rosidae

Bandel, G.: Chromosome numbers and evolution in the Leguminosae. Caryologia 27: 17–32, 1974.

Barlow, B. A. and D. Wiens: The cytogeography of the loranthaceous mistletoes. Taxon 20: 291–312, 1971.

Barrett, H. C. and A. M. Rhodes: A numerical taxonomic study of affinity relationships in cultivated *Citrus* and its close relatives. Syst. Bot. 1: 105–136, 1976.

Bate-Smith, E. C.: Chemistry and taxonomy of the Cunoniaceae. Biochem. Syst. Ecol. 5: 95–105, 1977.

Becker, H.: Das Öl der Nachtkerze *Oenothera biennis*, eine Quelle therapeutisch und diätetisch interessanter Fettsäuren. Z. Phytotherapie 4: 531–536, 1983.

Bell, E. A., J. A. Lackey and R. M. Polhill: Systematic significance of canavanine in the Papilionoideae (Faboideae). Biochem. Syst. Ecol. 6: 201–212, 1978.

Berenbaum, M.: Coumarins and caterpillars: A case of coevolution. Evolution 37: 163–179, 1983.

Bernsmann, W.: Über 100 Jahre Khat-Forschung. Pharm. Ztg. 129: 2612–2618, 1984.

Briggs, B. G. and L. A. Johnson: Evolution in the Myrtaceae – evidence from inflorescence structure. Proc. Linn. Soc. N. S. Wales 102: 157–256, 1979.

Brüning, R. und H. Wagner: Übersicht über die Celastraceeninhaltsstoffe: Chemie, Chemotaxonomie, Biosynthese, Pharmakologie. Phytochemistry 17: 1821–1858, 1978.
Busse-Jung, F.: Phytoserologische Untersuchungen zur Frage der systematischen Stellung von *Krameria triandra* Ruiz et Pav. Diss. Univ. Kiel, 1979.
Chalice, J. S.: Rosaceae chemotaxonomy and the origins of the Pomoideae. Bot. J. Linn. Soc. 69: 239–259, 1974.
Cristofolini, G. and L. Feoli Chiapella: Serological systematics of the tribe Genisteae (Fabaceae). Taxon 26: 43–56, 1977.
Eyde, R. H. and C. C. Tseng: What ist the primitive floral structure of Araliaceae? J. Arnold Arbor. 52: 205–239, 1971.
Gray, A. I. and P. G. Waterman: Coumarins in the Rutaceae. Phytochemistry 17: 845–864, 1978.
Harborne, J. B., D. Boulter and B. L. Turner (eds).: Chemotaxonomy of the Leguminosae. Academic Press. London, New York, San Francisco, 1971.
Hegnauer, R.: Chemotaxonomy of Erythroxylaceae (including some ethnobotanical notes on old world species). J. Ethnopharmacol. 3: 279–292, 1981.
Heywood, V. H. (ed.): The biology and chemistry of the Umbelliferae. Bot. J. Linn. Soc. 64, Suppl 1, 1971.
Huber, H.: Die Verwandtschaftsverhältnisse der Rosifloren. Mitt. Bot. Staatssamml. München, V: 1–48, 1963.
Jensen, U.: Close relationships between Ranunculales and Rutales? Systematic considerations in the light of new results of comparative serological research. Serol. Mus. Bull. 50: 4–7, 1974.
Johnson, L. A. S.: Problems of species and genera in *Eucalyptus* (Myrtaceae). Plant Syst. Evol. 125: 155–167, 1976.
Johnson, L. A. S. and B. G. Briggs: On the Proteaceae – The evolution and classification of a southern family. Bot. J. Linn. Soc. 70: 83–182, 1975.
Kjaer, A., J. O. Madsen and Y. Maeda: Seed volatiles within the family Tropaeolaceae. Phytochemistry 17: 1285–1287, 1978.
Leinfellner, W.: Zur Morphologie des Gynözeums der Polygalaceen. Oesterr. Bot. Z. 10: 51–76, 1972.
Lobreau-Callen, D.: Nouvelle interpretation de l' «ordre» des Celastrales à l'aide de la palynologie. Compt. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci. 284D: 915–918, 1977.
Lowry, J. B.: Anthocyanins of the Melastomataceae, Myrtaceae and some allied families. Phytochemistry 15: 513–516, 1976.
Oltmann, O.: Pollenmorphologisch-systematische Untersuchungen innerhalb der Geraniales. Diss. Bot. 11: 1971.
Parker, W. H. and B. A. Bohm: Flavonoids and taxonomy of the Limnanthaceae. Amer. J. Bot. 66: 191–197, 1979.
Pernet, R.: Phytochimie des Burseracees. Lloydia 35: 280–287, 1972.
Pickering, J. L. and D. E. Fairbrothers: A serological comparison of Umbelliferae subfamilies. Amer. J. Bot. 57: 988–992, 1970.
Polhill, R. M. and P. H. Raven (eds.): Advances in legume systematics. Royal Botanic Gardens, Kew, 1981.
Rye, B. L.: Chromosome number variation in the Myrtaceae and its taxonomic implications. Austral. J. Bot. 27: 547–573, 1979.
Saleh, N. A. M. and M. N. El-Hadidi: An approach to the chemosystematics of the Zygophyllaceae. Biochem. Syst. Ecol. 5: 121–128, 1977.
Salatino, A. and O. R. Gottlieb: Quinolizidine alkaloids as systematic markers of the Papilionoideae. Biochem. Syst. Ecol. 8: 133–147, 1980.
Salatino, A. and O. R. Gottlieb: Quinolizidine alkaloids as systematic markers of the Genisteae. Biochem. Syst. Ecol. 9: 267–273, 1981.
Savile, D. B. O.: Evolution and biogeography of Saxifragaceae with guidance from their rust parasites. Ann. Missouri Bot. Gard. 62: 354–361, 1975.
Seigler, D. S. and W. Kawahara: New reports of cyanolipids from Sapindaceous plants. Biochem. Syst. Ecol. 4: 263–265, 1976.
Schorno, Hj.: Kath, Suchtdroge des Islams. Pharmazie i. u. Z. 11: 65–73, 1982.

Thorne, R. F.: Inclusion of the Apiaceae (Umbelliferae) in the Araliaceae. Notes R. Bot. Gard. Edinburgh 32: 161–165, 1973.
Vickery, J. R.: The fatty acid composition of the seed oils of Proteaceae: a chemotaxonomic study. Phytochemistry 10: 123–130, 1971.
Wallaart, R. A. M.: Distribution of sorbitol in Rosaceae. Phytochemistry 19: 2603–2610, 1980.
Waterman, P. G.: Alkaloids of the Rutaceae: their distribution and systematic significance. Biochem. Syst. Ecol. 3: 149–180, 1975.

Unterklasse: Asteridae (s.str.) (= Synandrae)

Die Unterklasse Asteridae schließt an die Rosidae als höchste Entwicklungsstufe an. Abgeleitete Merkmale charakterisieren deren meist krautige Vertreter in höchstem Maße, z. B. die postgenital mehr oder weniger miteinander verwachsenen Antheren (:Synandrae, Abb. 92), sowie:

- Die – meist 5 – Blütenblätter sind zu einer Kronröhre verwachsen (weshalb die Synandrae früher allgemein zu den «Sympetalae» gestellt wurden)
- Fruchtknoten unterständig; Fruchtblätter in der Regel auf 2 reduziert
- Samenanlagen tenuinucellat und unitegmisch
- nur noch 1 – episepaler, d. h. über den Kelchblättern stehender – Staubblattkreis; die Blüten sind also tetrazyklisch
- 5 Staubblätter; niemals Polyandrie; Pollen trinukleat (3-kernig)
- Tendenz zu dorsiventralen Blüten, Pseudanthien, Verwachsungen der Antheren u. a.
- Nebenblätter fehlen

In biochemischer Hinsicht fällt auf, daß die gerbstoffartigen Verbindungen, insbesondere die trihydroxylierten Verbindungen vom Typ des Prodelphinidins, des Myricetins und der Gallus- und Ellagsäure sowie der von ihnen ableitbaren Gerbstoffe (vgl. S. 135) weitgehend fehlen. Offensichtlich ist hier ein Merkmalsverlust dieser relativ unspezifischen Fraßabwehrstoffe in der Phylogenie eingetreten, müssen wir doch mit einem verbreiteten Vorkommen bei den Rosidae-artigen Ahnpflanzen rechnen (vgl. Rosidae). An ihre Stelle sind spezifisch wirksamere Verbindungen, wie Alkaloide, Sequiterpenlactone und Polyacetylenverbindungen (= Polyine) getreten. Viele Sekundärstoffe kommen in besonderen, gegliederten Milchsaftschläuchen oder in Exkretgängen vor. Weiterhin ist charakteristisch die Speicherung von Polyfruktosanen (Inulin oder ähnliche Verbindungen) anstelle von Stärke vor allem in unterirdischen Organen.

Weitere Kennzeichen entnehme man den Bauplänen und der Tab. 6 S. 192.

Auf den ersten Blick mag die Anbindung der Asteridae (Hauptfamilie: Asteraceae) an die Doldenblütler-Gewächse der Rosidae (man vergleiche etwa die Pseudanthien bei der Stranddistel *Eryngium* mit denen der Kratzdistel *Cirsium*) zufällig erscheinen und auf konvergente Entwicklung zurückgeführt werden. Biochemische Befunde aber haben gezeigt, daß durchaus mit engeren Verwandtschaftsbeziehungen gerechnet werden kann. Bei dieser Argumentation spielen insbesondere die Polyacetylenderivate eine wichtige Rolle. Sie sind bei den Asteridae nicht nur – wie bei den Apiaceen – in einer Fülle von Einzelverbindungen vorhanden, sondern auch biogenetisch gegenüber denen der Apiaceen weiter «abgeleitet», d. h. durch verringerte C-Kettenlänge und erhöhten Oxidationsgrad weiter vom Prototyp der C-18-Polyine entfernt (vgl. Abb. 91 und Tab. 4, S. 183).

1. Ordnung: Campanulales

Die Campanulales sind im allgemeinen weniger stark abgeleitet als die folgenden Asterales. Die Blüten sind meist noch einzeln, seltener zu Pseudanthien vereinigt, ihre Früchte vielsamige Kapseln. Vgl. den Bauplan S. 193 und die folgende Tabelle.

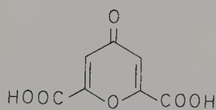
Tab. 6: Unterscheidungsmerkmale zwischen den 3 wichtigsten Familien der Asteridae

	Campanulaceae	Lobeliaceae	Asteraceae	
			Cichorioideae	Vernonioideae Senecionoideae Asteroideae
Pseudanthien	nicht die Regel		+	
Kelch	normal		reduziert; oft Pappus	
Früchte meist	Kapseln		Nüsse: Achänen	
Samenanlagen	meist ∞		1	
Endosperm	«fleischig»		–	
Bitterstoffe: Sesquiterpenlactone	–		+	
Fächer pro Fruchtknoten	(5) 3	2	1	
Zahl der Karpelle	(5) 3	2	2	
Antheren	± frei	verbunden	verbunden	
Blütensymmetrie	✳	↓	↓	✳, ↓
Milchsaftschläuche	+	+	+	rar
schizogene Öl- oder Harzgänge	–	–	–	+
Polyine	(+)	–	rar	+

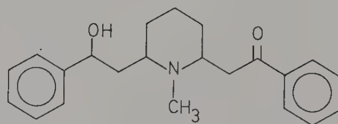
1. *Familie:* **Campanulaceae** (1200), Glockenblumengewächse. Ihre radiären Blüten lassen höchstens locker verbundene Antheren und einen meist 3-fächerigen Fruchtknoten erkennen. Durch ihre Wirkung auffallende Inhaltsstoffe scheinen nicht vorzukommen. Jedenfalls fehlen entsprechende Angaben – auch über die Bestandteile des Milchsaftes.

Bekannte einheimische Gattungen: *Campanula,* die Glockenblume, mit radiären Einzelblüten; *Phyteuma,* die Teufelskralle, und *Jasione,* mit kopfigen Blütenständen.

2. *Familie:* **Lobeliaceae** (800). Im Gegensatz zu vielen Campanulaceen akkumulieren die meisten der vorwiegend tropischen Lobeliaceen (mit zygomorphen Blüten!) Alkaloide; verbreitet kommt Chelidonsäure vor (vgl. auch S. 121 und S. 282).



Chelidonsäure



Lobelin

Die über 20 Alkaloide der Gattung *Lobelia* sind Piperidin- oder N-Methylpiperidinderivate. Das aus der nordamerikanischen *Lobelia inflata* isolierte Lobelin erregt reflektorisch das Atemzentrum, wird wegen unsicherer Wirkung therapeutisch aber kaum mehr benutzt. Lediglich in einigen

Griffel: 1, mit Fegehaaren an den Narbenästen.

A: meist 5, episepal. Antheren ± frei (Campanulaceae) oder verbunden (Lobeliaceae), sich nach innen öffnend.

C: meist 5, ± verwachsen.

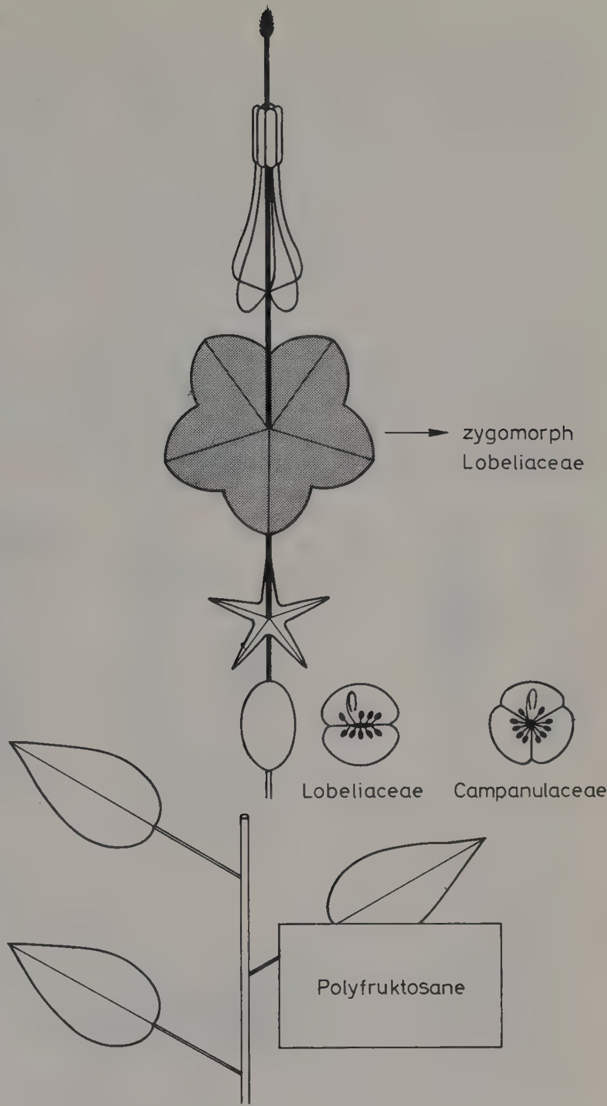
K: meist 5.

G: unterständig, aus 5, 3 (Campanulaceae) oder 2 (Lobeliaceae) Karpellen verwachsen, synkarp.
Samenanlagen ∞, meist zentralwinkelständig, anatrop, tenuinucellat und unitegmisch. Frucht meist eine vielsamige Kapsel. Samen mit fleischigem Endosperm.

Blü: radiär (Campanulaceae) oder zygomorph (Lobeliaceae), meist 5-zählig, sympetal, ± auffällig gefärbt.

Bl: meist wechselständig, ungeteilt. Nebenblätter fehlen.

Pfl: mit gegliederten Milchröhren.



Bauplan der Campanulales

Asthmapräparaten, ferner auch in Raucherentwöhnungsmitteln ist es gelegentlich enthalten. Einige *Lobelia*-Alkaloide – z. B. Isolobinin – wirken schleimhautreizend und (reflektorisch) expektorierend.

In selten gewordenen extrem nährstoffarmen Seen findet man in Mitteleuropa manchmal noch *Lobelia dortmanna,* eine Wasserpflanze nordisch-subatlantischer Verbreitung.

Arzneipflanzen der Campanulales

Lobeliaceae. *Lobelia inflata* L. (Herba Lobeliae, Lobelin: früher als Antiasthmatikum).

2. Ordnung: Asterales; einzige Familie: Asteraceae (= Compositae, ca. 25 000)

Die «Korbblütler» bilden eine weltweit in verschiedensten Habitaten verbreitete, sehr artenreiche Familie. Sie zeigen bemerkenswerte ökologische Plastizität. Sowohl Wasserpflanzen und Sukkulente als auch kleine, höchstens 1 cm große einjährige Kräuter und bis zu 20 m hohe tropische Schopfbäume kommen vor. Obwohl es sich bei den Compositen um relativ hoch entwickelte, «abgeleitete» Pflanzen handelt, ist die Familie offensichtlich schon in der frühen Kreidezeit entstanden. Aber erst gegen Ende der Kreidezeit fand sie weltweite Verbreitung und hat sich schließlich im Oligozän zu der heutigen Artenfülle entwickelt. Manche holzigen Vertreter (Mutisieae?) werden als ursprünglich angesehen, während sich auch krautige Sippen sekundär wieder zu holzigen umwandeln konnten (Anthemideae).

Morphologisch ist ein Bündel von abgeleiteten Merkmalen für die Familie charakteristisch: Unterständiger, 2-blättriger, einfächriger Fruchtknoten mit nur einer tenuinucellaten und unitegmischen Samenanlage; Nußfrüchte, deren Perikarp der Samenschale eng anliegt (sog. Achänen), endospermlose (eiweiß- und ölreiche*) Samen, reduzierter Kelch (meist Pappus) und Pseudanthien. Die Zusammenfassung der Einzel-

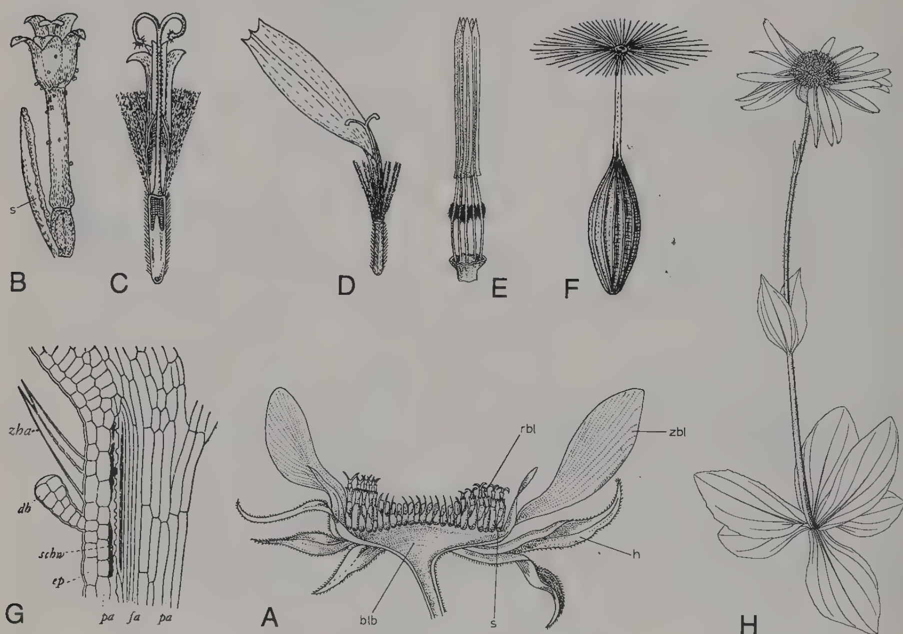


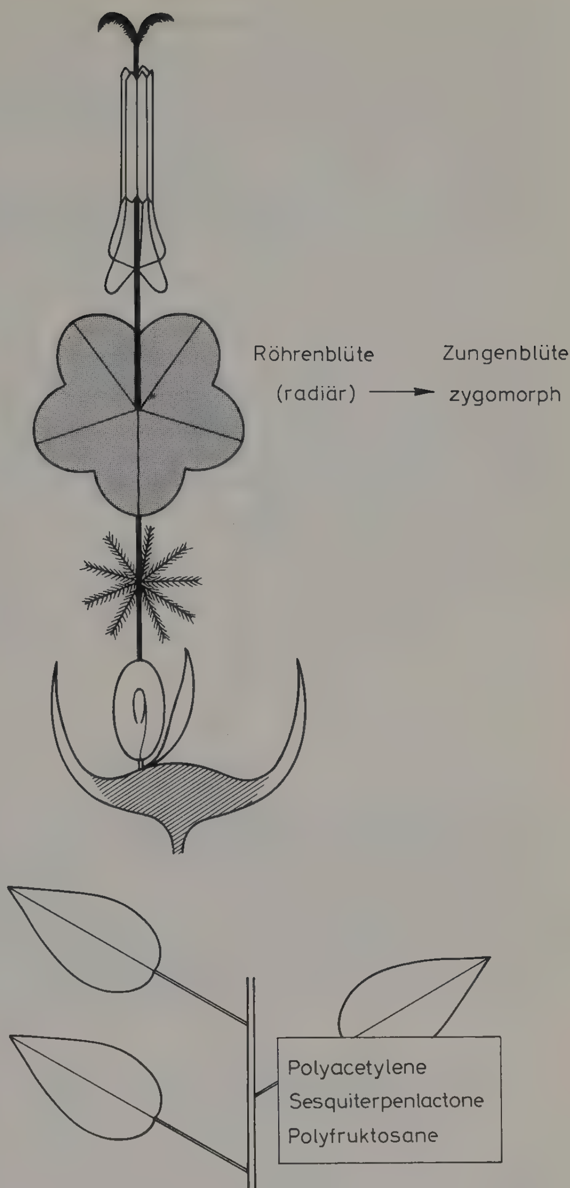
Abb. 93: Asteraceae (Compositen). A Pseudanthium («Körbchen») längs; blb Achsengewebe, h Hüllblätter, zbl Zungenblüten, rbl Röhrenblüten, s Spreuschuppen. B Röhrenblüte von *Chamaemelum nobile* mit kleinen «Compositen-Drüsenschuppen» und s Spreublatt (vergr.). C–D Röhrenblüte (längs) und Zungenblüte von *Arnica montana,* (vergr.). E Androeceum von *Carduus crispus* (8 ×). F Frucht (Achäne) von *Lactuca virosa* mit Pappus (vergr.). G, H *Arnica montana*; G Fruchtknotenwand, längs; ep Epidermis, dh «Compositendrüsenschuppe», zha Zwillingshaar, pa Parenchym, fa Sklerenchymfaserschicht, schw Phytomelane in Interzellulare (vergr.). H Habitus ganze Pflanze (A nach ENGLER-PRANTL; B–D nach BERG u. SCHMIDT; E–F nach BAILLON; G nach STAHL, H aus KOSMOS.)

* Sonnenblumenöl von *Helianthus annuus* ist z. B. ein geschätztes Speiseöl.

Griffel: 1; 2 Narben, außen mit Fegehaaren.

A: 5, Antheren zu einer Röhre verbunden, sich nach innen («intrors») öffnend.

C: 5, röhren- oder zungenförmig verwachsen.
K: reduziert oder als Kranz von Schüppchen, Borsten oder Haaren («Pappus») entwikkelt.
G: 2, verwachsen und unterständig. Fruchtknoten 1-fächerig mit 1 aufsteigenden Samenanlage. Samenanlage anatrop, tenuinucellat und unitegmisch. Samenschale des reifen Samens meist mit der Fruchtwand verwachsen («Achäne»). Samen ohne Endosperm.
Blü: z. T. in der Achsel von Tragblättern («Spreublättern»), die wie der Kelch ausnahmsweise pappusartig entwickelt sein können; zu vielen in einem von Hüllblättern umgebenen «Körbchen» vereinigt (Pseudanthium).
Blüten radiär («Röhrenblüten») oder zygomorph («Zungenblüten»).
Bl: vorwiegend wechselständig, ohne Nebenblätter.
Pfl: meist krautig, mit gegliederten Milchsaftröhren (Cichorioideae) oder schizogenen Öl- bzw. Harzgängen.



Bauplan der Asterales

blüten zu den auffälligen «Pseudo-Blüten» führte zu einer verbesserten Befruchtungsrate. Andererseits bietet das Compositenkörbchen nach der Blüte durch hohe Fruchtdichte und einen zum Teil massig ausgebildeten Blütenstandsboden erhöhte Attraktivität für die Larvenstadien verschiedener Insekten (Bohrfliegen, Rüsselkäfer). Dies erfordert eine sorgfältige Prüfung der als Drogen genutzten Blütenköpfchen, z. B. der viel gebräuchlichen (echten) Kamillenblüten!

Besonders sinnvollen Bau zeigt das Androeceum: Die 5 Staubblätter sind im Bereich ihrer Antheren mittels der Cuticula zu einer Röhre verbunden (die Filamente jedoch sind frei!). In diese wird – proterandrisch! – der Pollen entleert, der durch den sich streckenden Griffel (evtl. auch durch Verkürzung der Filamente) mittels Fegehaaren herausgeschoben wird. Erst dann klaffen, ohne mit eigenem Pollen in Berührung gekommen zu sein, die beiden Narbenäste auseinander und sind bestäubungsfähig.

Zum Bauplan der Asteraceen vgl. S. 195 und Abb. 93.

Die systematische Gliederung dieser großen Familie ist schwierig und wird unterschiedlich gehandhabt. Dennoch schälen sich nach den in den letzten Jahren besonders intensiv aufgeklärten Inhaltsstoffmustern (insbesondere Sesquiterpenlactone und Polyine) zusammen mit wichtigen morphologischen Kriterien die folgenden Zusammenhänge heraus (Abb. 94 und Tab. 6 und 7).

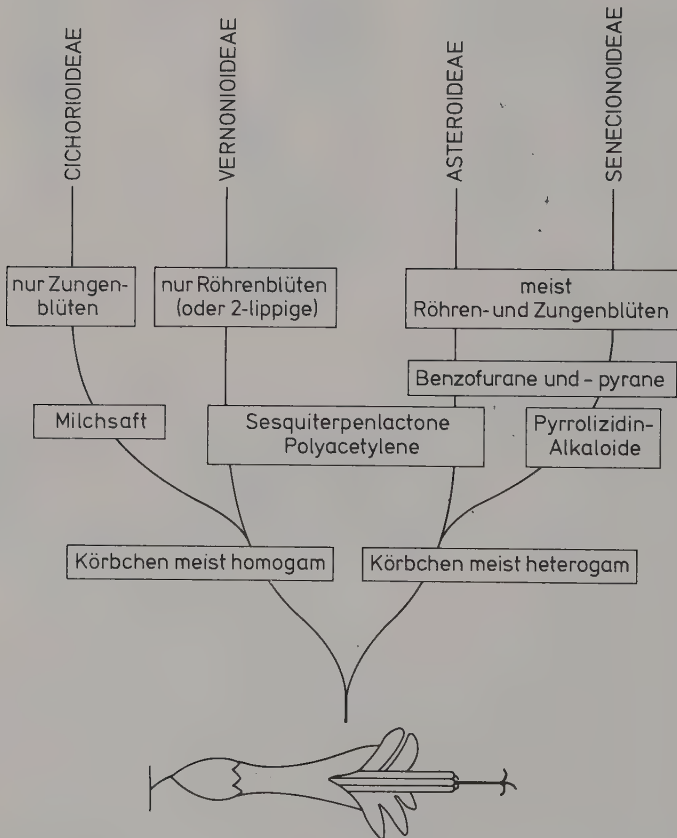


Abb. 94: Die Unterfamilien der Asteraceae, ihre Ableitung von einer hypothetischen zweilippigen Urcompositenblüte (nach Jeffrey) und ihre wichtigsten Charakteristika.

Aus Urformen, denen man eine zweilippige und möglicherweise zygomorphe Blütenkrone zuschreibt, haben sich vier Pflanzengruppen entwickelt, die wir hier als Unterfamilien auffassen. Von diesen wird die erste (d. h. die Cichorioideae) üblicherweise als «Liguliflorae» den übrigen drei Unterfamilien («Tubuliflorae») gegenübergestellt.

Die häufigste Chromosomenzahl ist 2n = 18 und 2n = 20, obwohl Aneuploidie und Polyploidie zu einer breiten Spanne von zumeist 2n = 8 bis 2n = 36 geführt haben, insbesondere bei den stark krautigen Triben Cardueae, Helenieae und Heliantheae. *Haplopappus gracilis* hat mit 2n = 4 die niedrigste Chromosomenzahl bei Angiospermen überhaupt.

A. Cichorioideae («Liguliflore Compositen»).

Im Blütenkörbchen nur einlippige Zungenblüten. Charakteristisch ist das Vorkommen von Milchsaft in gegliederten Milchsaftschläuchen, die nur noch von wenigen Gattungen der Cynareae, Vernonieae, Arctotideae und Mutisieae (alle Unterfamilie B) bekannt sind; schizogene Öl- und Harzgänge kommen dagegen nicht vor. Polyine fehlen fast vollständig. Die Sesquiterpenlactone sind auf biogenetisch ursprüngliche Verbindungen beschränkt (vor allem Guajanolide). Die einzige Tribus **Cichorieae** hat sich im eurasiatischen, vorwiegend temperaten Raum zu einer Fülle von meist gelbblühenden Kräutern entwickelt, von denen hier nur *Taraxacum*, der Löwenzahn, und *Lactuca*, der Lattich, genannt seien; die Wegwarte, *Cichorium intybus*, mit blauen Blüten.

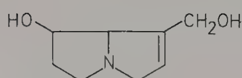
B. Vernonioideae

Die Pseudanthien sind meist einzig aus Röhrenblüten zusammengesetzt und in der Regel homogam, d. h. allein aus zwittrigen Blüten bestehend, evtl. mit vergrößerten und sterilen Randblüten (*Centaurea cyanus*, Kornblume). Polyine kommen verbreitet vor. Sesquiterpenlactone sind bei Cardueae und Vernonieae häufig (insbesondere sind es Germacranolide, Tab. 7), biogenetisch abgeleitete Verbindungen fehlen jedoch. Die oft distelartigen **Cardueae** (hierzu die Gattungen *Centaurea, Carduus* und *Cirsium*) sind wiederum vorwiegend in Eurasien verbreitet, während die **Vernonieae, Mutisieae** (hierzu die Zierpflanze *Gerbera*) und **Arctotideae** (hierzu die Zierpflanze *Gazania*) südhemisphärische Verbreitung haben.

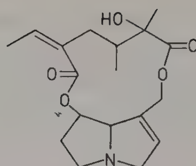
C. Senecionoideae mit der einzigen Tribus Senecioneae.

Diese Tribus ist durch stark abweichende Sekundärstoffe gekennzeichnet: Polyine fehlen offensichtlich; Sesquiterpenlactone sind weitgehend auf die vom Eudesmanolid ableitbaren Verbindungen beschränkt. Benzofurane kommen verbreitet vor, während Benzopyrane (Chromene) im Gegensatz zum häufigen Vorkommen in vielen Asteroideae hier fast fehlen.

Andererseits sind Pyrrolizidin-Alkaloide («Senecio-Alkaloide») verbreitet, die sich in ihrer Struktur von denen der Eupatorieae und Boraginaceen unterscheiden. Diese Alkaloide, zum Teil Lebergifte mit cancerogenen Eigenschaften, sind Ester von Aminoalkoholen mit isoprenoiden Säuren («Nec-Säuren»). Ein häufig vorkommender Aminoalkohol mit einem Pyrrolizidin-Grundgerüst ist das Retronecin.



Retronecin



Senecionin

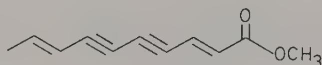
Die Senecioneae besiedeln vorwiegend den amerikanischen Kontinent. Einheimisch z. B. *Tussilago,* der Huflattich, *Petasites,* die Pestwurz und *Senecio,* das Kreuzkraut.

D. Asteroideae

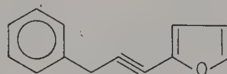
Aster-artige, oft heterogame Pseudanthien mit meist einlippigen Zungenblüten als strahlende Randblüten. Sesquiterpenlactone und Polyine sowie Benzofurane und -pyrane (= Chromene) kommen vor und haben sich (mit Ausnahme der Astereae und Calenduleae) zu einer Fülle von biogenetisch zum Teil stärker abgeleiteten Verbindungen entwickelt (Tab. 7). Ausgesprochen eurasiatisches Vorkommen gilt für die **Anthemideae.** Für ihre im extratropischen Bereich liegenden Lebensräume ist der Anteil an Holzpflanzen mit 39% (Tab. 7) relativ hoch und wird in diesem Fall vornehmlich als Sekundärentwicklung gedeutet. Bekannte Gattungen sind *Anthemis, Achillea* (Schafgarbe), *Matricaria* (Kamille), *Chrysanthemum* (Wucherblume) und – vorwiegend in Steppengebieten – die Gattung *Artemisia.* Die zwei Triben **Helenieae** und **Heliantheae** haben ihren Schwerpunkt auf dem amerikanischen Kontinent. Weitere Triben sind die **Inuleae** (u. a. die Gattungen *Gnaphalium, Helichrysum* und *Inula*), **Astereae** (*Aster, Bellis, Solidago*), **Calenduleae** mit *Calendula,* der Ringelblume und die **Eupatorieae.**

Wichtige Inhaltsstoffe der Asteraceen:

1. **Polyacetylenverbindungen (Polyine)** kommen in der Familie verbreitet vor; bei den Cichorieae und Senecioneae sind sie jedoch nur in Einzelfällen gefunden worden. Sie sind vielfach Bestandteile der ätherischen Öle. In biogenetischer Beziehung zu den Polyinen stehen möglicherweise auch die seit langem aus vielen Compositen-Triben bekannten **Phytomelane,** in interzellulären Räumen abgelagerte, sehr widerstandsfähige, schwarze Massen, wie sie insbesondere von der Fruchtknotenwand von *Arnica montana* bekannt sind (Abb. 93 G).



Matricariaester



Carlinaoxid

Die Polyacetylene leiten sich ursprünglich von der Ölsäure (C_{18}) ab, sind aber vielfach abgewandelt. Eine sehr häufige aliphatische Verbindung mit 5 (!) Dreifachbindungen (Formel S. 199) kommt in den meisten Compositen-Triben vor; taxonomisch interessant ist auch die (abgeleitete) Bildung von nicht-zyklischen, schwefelhaltigen Verbindungen in einigen Triben der Asteroideae (Tab. 7).

Bemerkenswert ist die starke fungicide und baktericide Wirkung mancher Polyine, wie des Carlinaoxids (aus *Carlina acaulis*) und des Capillins (aus *Artemisia capillus*); ein *Carlina*-Extrakt verhindert *Staphylococcus aureus*-Wachstum noch in einer Verdünnung von 1:200000. Einige Polyine insbesondere der Helenieae (z. B. *Tagetes*) haben

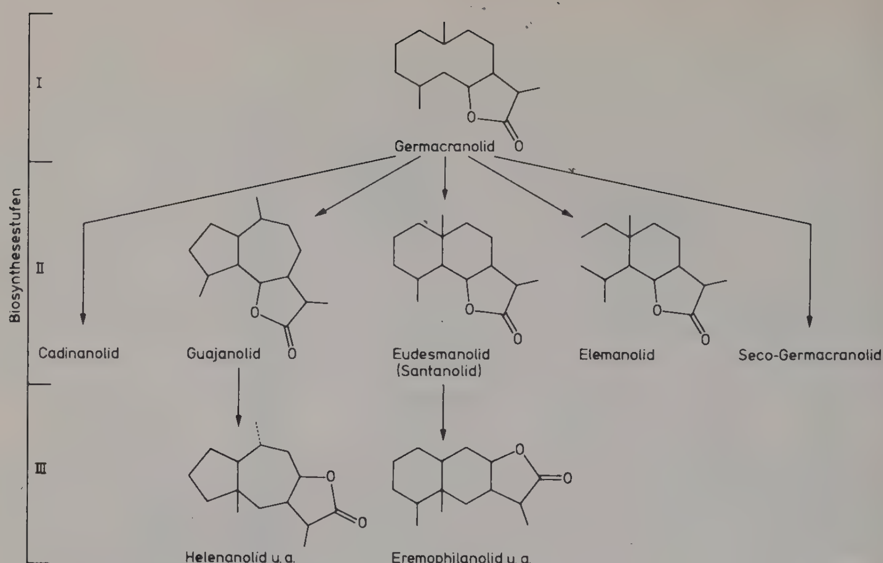
Tab. 7: Übersicht über das Vorkommen wichtiger Sekundärstoffe in den Triben der Asteraceen

Unter-fam.	Tribus	Sesquiterpenlactone I	IIa			IIb		III		Polyine			Pyr-rol.-Alk.	Arten-zahl	% Holz-pfl.	Hauptvorkommen
		Ge	Gu	Eu	El	Ca	SGe	Gu′	Eu′	ins-ges.	A	B				
A	Cichorieae	1	8	2						(+)				2300	4	Eurasien
B	Cardueae	26	18	1	3					+	+			2600	12	Eurasien
	Vernonieae	52	4		3					+	+			1200	45	S-Amerika
	Eupatorieae	22	9		2		1	1		+	+		(+)	1800		N-S-Amerika
	Mutisieae				1					+	+			1000	56	S-Amerika
	Arctotideae		1							+	+			200	35	Südafrika
C	Senecioneae	1						2	6	(+)			+	3000	34	weltweit
D	Helenieae	8	8	3	1			68	1	+	+	+		4000	18	N-S-Amerika
	Heliantheae	38	11	15	3			66	3	+	+	+			29	
	Inuleae	2	5	8	1			8		+	+	+		2100	40	weltweit
	Anthemideae	33	46	56		1		2		+	?	+		1200	39	Eurasien
	Astereae		1							+				2500	36	Nordhemisphäre
	Calenduleae									+	+			100	35	Afrika, Europa, Austr.

A = C_{13}-Polyin mit 5 Dreifachbindungen, z. B.: $H_3C-C\equiv C-C\equiv C-C\equiv C-C\equiv C-C\equiv C-CH=CH_2$
B = nichtzyklische, S-haltige Verbindungen
Bei den Sesquiterpenlactonen ist die Zahl der Arten angegeben, für die der entsprechende Strukturtyp festgestellt wurde. Angaben vorwiegend nach Heywood, Harborne, Turner: The Biology and Chemistry of the Compositae, und V. H. Heywood: Blütenpflanzen der Welt, Birkhäuser Verlag 1982.
I, II und III bedeuten Stadien in der Biosynthese (Formelbild s. S. 200)

Ge = Germacranolide
Gu = Guajanolide
Eu = Eudesmanolide
El = Elemanolide
Ca = Cadinanolide
SGe = Seco-Germacranolide
Pyrrol.-Alk. = Pyrrolizidin-Alkaloide

Gu′ und Eu′ sind von Gu bzw. Eu ableitbare Sesquiterpenlactone



Biosynthesestufen der Sesquiterpenlactone; vgl. dazu auch Tab. 7.

sich als nematoden-abwehrend erwiesen. Die Aufklärung dieser natürlichen samt der synthetisch abgewandelten Naturstoffe hat bereits zu einer guten Kenntnis ihrer Struktur-Wirkungsbeziehungen geführt.

Interessant für die diskutierten Verwandtschaftsbeziehungen mit den Araliales ist der Nachweis von Falcarinon (Formel S. 184) in *Galinsoga parviflora,* dem Franzosenkraut.

2. **Isoprenoide Verbindungen:** Als Bestandteile der in Drüsenschuppen oder schizogenen Exkretgängen gebildeten ätherischen Öle überwiegen Monoterpene (Thujon, Cineol, Limonen u. a.) und Sesquiterpene. Verbreitet finden sich auch Diterpene, frei, als Ester oder Glykoside. Ein Diterpenglykosid mit starkem Süßgeschmack ist das Steviosid, das neben weiteren Verbindungen ähnlicher Struktur in den Blättern von *Stevia rebaudiana,* einem ursprünglich in Paraguay beheimateten Strauch vorkommt. Sein kommerzieller Anbau zur Gewinnung des biogenen Süßstoffs (300 mal stärkere Süßkraft als Rohrzucker) wird erwogen.

Recht charakteristisch sind auch Triterpen-Alkohole, die bei vielen Cichorieae Hauptbestandteil der Latex-Koagulate darstellen. Triterpensaponine sind nicht selten; in höherer Konzentration u. a. Inhaltsstoffe der Blüten von *Calendula officinalis* sowie von *Solidago virgaurea* und anderen *Solidago*-Arten, deren Kraut als diuretisch wirksame Droge gebräuchlich ist.

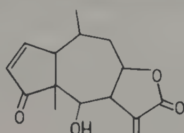
In den Milchsäften vieler Cichorieen, aber auch im Parenchym anderer Asteraceen wird in erheblichem Umfang auch das Polyterpen Kautschuk akkumuliert. Als Kautschukpflanzen extratropischer Gebiete kommen für technische Nutzung *Taraxacum-* und *Scorzonera*-Arten sowie die in Mexico heimische *Parthenium argentatum* in Betracht, die Kautschuk in parenchymatischen Zellen in Mengen bis zu 20% speichert.

Besonders auffällige isoprenoide Verbindungen der Compositen sind nichtflüchtige **Sesquiterpenlactone.** Diese Verbindungen leiten sich biogenetisch wahrscheinlich vom Farnesyl-pyrophosphat ab, wobei sich über die Schlüsselverbindungsgruppe der Germacranolide verschiedenste weitere Strukturgruppen ableiten; siehe Formelschema oben. Sie finden sich hauptsächlich im Blattgewebe (bis zu 5% TG). Da sich die meisten Sesquiterpenlactone mit den höchsten Konzentrationen in Blättern und Blütenkörbchen durch intensiven Bittergeschmack auszeichnen, dürften sie als Schutzsstoffe gegen

pflanzenfressende Tiere eine Rolle spielen. Ihr Vorhandensein bedingt andererseits aber auch die Verwendung vieler Asteraceen als Bitterstoffdrogen, so z. B. *Artemisia absinthium*, Wermut; *Taraxacum officinale* agg., Löwenzahn; *Cnicus benedictus*, Benedikten-Kraut oder *Cynara scolymus*, die Artischocke, die neben dem Bitterstoff Cynaropikrin noch den Phenylpropankörper Cynarin enthält und auf Grund beider Inhaltsstoffe als gallenwirksame Droge verwendet wird.

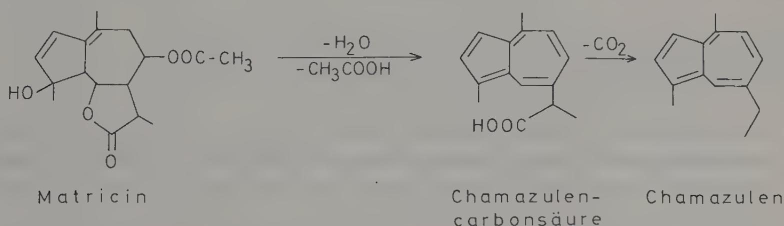
Außer der Bitterwirkung können Sesquiterpenlactone auch cytotoxische, antiphlogistische, anthelminthische, bactericide, fungicide, allergene u. a. physiologische Wirkungen zeigen. Einige Arzneipflanzen oder Drogen seien in diesem Zusammenhang genannt:

Aus den Blüten von *Arnica montana* (in manchen Arzneibüchern ist auch die nordamerikanische *A. chamissonis* zugelassen) wird die in der Volksmedizin als Einreibungsmittel bei Verstauchungen und Verletzungen geschätzte Arnikatinktur hergestellt. Allergische Hautreaktionen nach häufigem Gebrauch der Tinktur sind ebenso wie toxische Wirkungen bei innerlicher Anwendung von «Arnikatee» auf Sesquiterpenlactone vom Guajanolidtypus zurückzuführen. Von diesen sind Ester des Helenalins inzwischen auch pharmakologisch geprüfte Inhaltsstoffe, denen einerseits die antiphlogistischen und antiseptischen, andererseits aber auch die allergisierenden und allgemein toxischen Wirkungen zugeschrieben werden können.



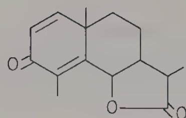
Helenalin

Sesquiterpenlactone vom Guajanolidtyp können auch «Proazulene» sein; d. h. aus ihnen entstehen bei der Wasserdampfdestillation der ätherischen Öle blaugefärbte Verbindungen, die sogenannten Azulene. Proazulene kommen vor allem in der Tribus Anthemideae vor, so z. B. in den Blütenköpfchen der echten Kamille, aber auch in Arten der Gattungen *Achillea* und *Artemisia*. Aus Matricin, dem Proazulen der Kamillenblüten, wird durch Lactonspaltung und anschließende CO_2-Abspaltung von der intermediär auftretenden Chamazulencarbonsäure das sogenannte Chamazulen gebildet (vgl. Formelschema). Dieses Azulen ist Bestandteil des destillierten ätherischen Öls und gilt

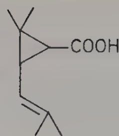


Matricin — Chamazulencarbonsäure — Chamazulen

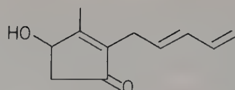
zusammen mit anderen Sesquiterpenen wie z. B. dem (−)-α-Bisabolol, als das antiphlogistische (entzündungshemmende) Prinzip. Die spasmolytischen Wirkungen der Droge werden dagegen Polyinverbindungen (En-in-Dicycloäther und ähnliche Substanzen), lipophilen Kamillenflavonen und dem Herniarin (= Methylumbelliferon; ein Cumarinderivat) zugesprochen.



Santonin



Chrysanthemum-monocarbonsäure



Pyrethrolon

Viele Sesquiterpenlactone erzeugen eine allergene Kontaktdermatitis beim Menschen, wobei eine α-Methylen-Gruppe, exozyklisch zum γ-Lacton, als ursächliche Struktur erkannt worden ist. Besonders aggressiv ist das Parthenin aus *Parthenium hysterophorus,* das in Indien zu einem allgemeinen gesundheitlichen Problem wurde (vgl. auch die ähnlichen Substanzen bei der Moosgattung *Frullania,* s. S. 70).

Antiparasitäre Wirkungen besitzen sowohl die Sesquiterpenlactone Santonin (aus *Artemisia*-Arten, insbesondere *A. cina*) und das Alantolacton aus *Inula helenium* (Anthelminthika, insbesondere gegen Ascariden wirksam) als auch die Inhaltsstoffe verschiedener *Chrysanthemum*-Arten. Aus dem «Insektenpulver», den getrockneten Blüten von *C. cinerariifolium, C. coccineum* (syn. *Pyrethrum roseum*) oder *C. marschallii* lassen sich Extrakte gewinnen, die als insekticid wirksame Verbindungen sogenannte Pyrethrine bzw. Cinerine enthalten. Es handelt sich um Ester terpenoider Säuren («Chrysanthemumsäuren») mit Pyrethrolon (Cinerolon).

Bei einer ganzen Reihe von Sesquiterpenlactonen (vorwiegend Germacranolide) hat sich eine cancerostatische Wirksamkeit herausgestellt. Allerdings verbietet ihre relativ hohe Toxizität den Einsatz in der Krebstherapie.

3. **Phenylpropankörper** und **Flavonoide.** Nur selten kommen Phenylpropankörper als Hauptbestandteile der ätherischen Öle vor, z. B. Methylchavicol bei *Artemisia dracunculus,* dem Estragon. Verbreitet findet man Kaffeesäure und Derivate (Chlorogensäure, Cynarin) sowie eine Vielzahl verschiedener Flavonoide, wobei das Auftreten methylierter Flavonole und das häufige Vorkommen von Chalkonen und Auronen als Blütenpigmente (sog. Anthochlore) charakteristisch ist.

So war z. B. Carthamin, der rote Farbstoff der Blüten von *Carthamus tinctorius,* der Färberdistel, lange Zeit ein wichtiger Farbstoff; aus den Achänen der Pflanze wird heute ein fettes Öl («Safloröl», «Distelöl») gewonnen, das wegen seines hohen Gehalts an der ungesättigten essentiellen Linolensäure als Diätetikum geschätzt wird.

Verbindungen von Flavanonolderivaten mit Coniferylalkohol sind als eine neue Stoffklasse («Flavanolignane») in den Achänen von *Silybum marianum,* der Mariendistel, gefunden worden; ein Gemisch derartiger Substanzen wird als «Silymarin» zur Leberschutztherapie empfohlen; vgl. auch S. 47.

4. **Alkaloide** sind bei den Asteraceen nicht selten, eine auffällige Akkumulation findet man jedoch nur bei der Unterfamilie der Senecionoideae; über die «Senecio-Alkaloide» siehe S. 197.

5. **Polyfruktosane:** Während annuelle Asterales häufig reduzierende Zucker und Saccharose akkumulieren, findet man bei perennierenden Pflanzen als Reservekohlenhydrat an Stelle von Stärke Inulin, eine polymere Verbindung aus ~ 40 Fruktose-Einheiten (1 Glukose endständig) sowie auch Polyfruktosane mit niedrigerem Molekulargewicht. Das z. B. in den Schwarzwurzeln (*Scorzonera hispanica*), in den Sproßknollen des Topinambur (*Helianthus tuberosus*) oder in den fleischigen Böden und Hüllblattbasen junger Infloreszenzen der Artischocke (*Cynara scolymus*) enthaltene Inulin ist ein für Diabetiker gut verträgliches Kohlenhydrat. Als Testsubstanz für Nierenfunktionsprüfungen («Clearance») hat es aber auch medizinische Bedeutung. Der durch Rösten unterirdischer Organe von *Cichorium intybus,* der Wegwarte, hergestellte «Cichorien-

kaffee» erhält sein charakteristisches Aroma durch einen Karamelisierungsprozeß des Inulins.

Als Arzneipflanzen seien noch erwähnt:

Tussilago farfara: Huflattichblätter sind häufiger Bestandteil von Hustenteemischungen (Schleimdroge?); auf Verfälschungen mit Blättern von Pestwurz-(*Petasites*-)Arten, die spasmolytisch wirksame Ester von Sesquiterpenalkoholen enthalten, sei hingewiesen.

Grindelia-Arten: Das Kraut (es gilt als Asthma- und Hustenmittel) enthält u. a. Diterpensäuren: «Grindeliasäure».

Echinacea angustifolia und *E. purpurea*: Extrakte dieser aus N-Amerika stammenden Pflanzen werden seit langem zur Steigerung körpereigener Abwehrkräfte durch «unspezifische Reizkörpertherapie» (Immunstimulation?) eingesetzt. Als mögliche Wirkstoffe gelten, wie auch bei anderen Asteraceen mit ähnlichem Anwendungsbereich (*Eupatorium cannabinum; Achyrocline satureoides;* Resplant®) hochmolekulare Polysaccharide.

Arznei- und Nutzpflanzen der Asterales

Asteraceae. *Achillea millefolium* agg. (Herba Millefolii); *Arnica montana* L. (Flores Arnicae; Extr.); *Artemisia absinthium* L. (Herba Absinthii); *A. abrotanum* L. (Herba Abrotani, Eberraute); *A. dracunculus* L. (Estragon); *A. cina* Berg. u. a. Arten (Flores Cinae; Santonin), *A. vulgaris* L. (Herba Artemisiae); *Calendula officinalis* L. (Flores Calendulae; Extr.); *Carthamus tinctorius* L. (Flores Carthami; Safloröl, «Distelöl»); *Centaurea cyanus* L. (Flores Cyani); *Chamaemelum nobile* (L.) All. (Flores Anthemidis = «Römische Kamille»); *Chrysanthemum cinerariifolium* (Trev.) Vis. u. a. Arten (Flores Pyrethri; Extr. «Pyrethrum»); *Cichorium intybus* L. (Radix Cichorii; «Cichorie» = Kaffee-Ersatz; Chicorée); *C. endivia* L. (Endivie); *Cnicus benedictus* L. (Herba Cardui benedicti); *Cynara scolymus* L. (Extr.; Artischocke); *Echinacea angustifolia* Dc. (Extr.; Echinacin®); *Eupatorium cannabinum* L. (Extr.); *Grindelia robusta* Nutt. (Herba Grindeliae); *Helianthus annus* L. (Sonnenblumenöl); *H. tuberosus* L. (Topinambur); *Helichrysum arenarium* (L.) Moench. (Flores Stoechados); *Inula helenium* L. (Radix Helenii); *Lactuca sativa* L. (Salat); *L. virosa* L. (Lactucarium); *Matricaria chamomilla* L. (*Chamomilla recutita* Rausch.) (Flores Chamomillae = Matricariae flos; Oleum Chamomillae; Extr.; Chamazulen); *Petasites*-Arten (Folia Petasitidis; Extr.: Petasine); *Scorzonera hispanica* L. (Schwarzwurzel); *Silybum marianum* (L.) Hall. (Fructus Cardui mariae; Extr.: Silymarin); *Solidago*-Arten (Herba Solidaginis, Herba Virgaureae); *Tagetes*-Arten (Helenien); *Tanacetum vulgare* L. (Flores Tanaceti); *Taraxacum officinale* agg. (Radix Taraxaci cum herba); *Tussilago farfara* L. (Flores, Folia Farfarae).

Literatur Asteridae

Baagøe, J.: Taxonomical application of ligule microcharacters in Compositae. Bot. Tidskr. 72: 125–147, 1978.

Bohlmann, F.: Neues über die Chemie der Compositen. Naturwissenschaften 67: 588–594, 1980.

Bohlmann, F., T. Burkhardt and C. Zdero: Naturally occurring acetylenes. Academic Press, London, New York, 1973.

Bolick, M. R.: Taxonomic, evolutionary, and functional considerations of Compositae pollen ultrastructure and sculpture. Pl. Syst. Evol. 130: 209–218, 1978.

Boulter, D., J. T. Gleaves, B. G. Haslett, D. Peacock and U. Jensen: The relationships of 8 tribes of the Compositae as suggested by plastocyanin amino acid sequence data. Phytochemistry 17: 1585–1589, 1978.

Burnett, Jr. W. C., S. B. Jones, T. J. Mabry and W. G. Padolina: Sesquiterpene lactones – insect feeding deterrants. Biochem. Syst. Ecol. 2: 25–29, 1974.

Carlquist, S.: Tribal relationships and phylogeny of the Asteraceae. Aliso 8: 465–492, 1976.

Cronquist, A.: The Compositae revisited. Brittonia 29: 137–153, 1977.

Funke, H.: Neue Erkenntnisse über *Echinacea*. Z. Phytotherap. 4: 650–656, 1983.

Gommers, F. J. and D. J. M. Voor in't Holt: Chemotaxonomy of Compositae related to their host suitability for *Pratylenchus penetrans*. Neth. J. Pl. Path. 82: 1–8, 1976.

GRAU, J.: Die Testa der Mutisieae und ihre systematische Bedeutung. Mitt. Bot. München 16: 269–332, 1980.
GREGER, H.: Leaf flavonoids and systematics in *Matricaria* and *Tripleurospermum*. Pl. Syst. Evol. 124: 35–55, 1975.
HEYWOOD, V. H., J. B. HARBORNE and B. L. TURNER (eds.): The Biology and Chemistry of the Compositae. Academic Press, London, New York, 1977.
ISAAC, O.: Fortschritte in der Kamillenforschung. Dt. Apoth. Ztg. 114: 255, 1974.
JAKOVLEV, V., O. ISAAC und E. FLASKAMP. Pharmakologische Untersuchungen von Kamillen-Inhaltsstoffen. Planta med. 49: 67–73, 1983.
ORINDA, D., J. DIEDERICH and A. WACKER: Antivirale Aktivität von Inhaltsstoffen der Composite *Echinacea purpurea*. Arzneim. Forschg. (Drug. Res.) 23: 1119, 1973.
PROKSCH, P. and E. RODRIGUEZ: Chromenes and benzofurans of the Asteraceae, their chemistry and biological significance. Phytochemistry 22: 2335–2348, 1983.
RODRIGUEZ, E., G. H. N. TOWERS, J. C. MITCHELL: Biological activities of sesquiterpene lactones. Phytochemistry 15: 1573–1580, 1976.
SCHILCHER, H.: Zur Analytik der Inhaltsstoffe von *Matricaria chamomilla* L. in: KUBECZKA, K.-H. (ed.) Ätherische Öle; Analytik, Physiologie, Zusammensetzung. Thieme-Verl., Stuttgart, New York, 1982.
SEAMAN, F. C.: Sesquiterpene lactones as taxonomic characters in the Asteraceae. The Botan. Review 48 (2), Publication Office, The N.York Bot. Garden, 1982.
SHULKINA, T. V.: The significance of life-form characters for systematics, with special reference to the family Campanulaceae. Plant Syst. Evol. 136: 233–246, 1981.
VOGEL, G., W. TROST, R. BRAATZ, K. P. ODENTHAL, G. BRÜSEWITZ, H. ANTWEILER und R. SEEGER: Untersuchungen zur Pharmakokinetik, Angriffspunkt und Wirkungsmechanismus von Silymarin, dem antihepatotoxischen Prinzip aus *Silybum marianum* (L.) GAERTN. Arzneim. Forschg. (Drug. Res.) 25: 82, 1975.
WAGENITZ, G.: Systematics and phylogeny of the Compositae. Plant Syst. Evol. 125: 29–46, 1976.
WILLUHN, G.: Neue Ergebnisse der Arnikaforschung. Pharmazie i. u. Z. 10: 1–7, 1981.
WILLUHN, G.: Die Wirkstoffe der Arnikablüten in der externen Therapie als Wundheilmittel, Antiseptikum und Antiphlogistikum. Z. Phytotherap. 5: 765–767, 1984.
WILLUHN, G., P.-M. RÖTTGER und W. QUACK: Untersuchungen zur antimikrobiellen Aktivität der Sesquiterpenlactone der Arnikablüten. Pharm. Ztg. 127: 2183–2185, 1982.

Unterklasse: Dilleniidae

Die Dilleniidae fallen ebenso wie die auf der gleichen Entwicklungsstufe stehenden Rosidae weder durch den Besitz besonders ursprünglicher noch abgeleiteter Merkmale auf. Eine klare Abgrenzung von den Rosidae zu vollziehen, ist schwer. Jede Unterklasse umfaßt einen Schwarm miteinander mehr oder weniger verwandter, zu Überordnungen zusammengefaßter Ordnungen mit zum Teil ähnlichen Entwicklungstendenzen. Die in der Tabelle S. 205 zusammengestellten Kriterien sind dementsprechend mehr als Tendenzmerkmale aufzufassen.

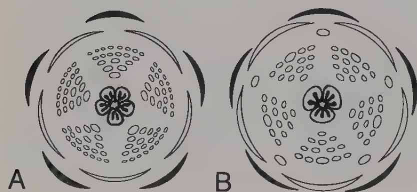


Abb. 95: Schema einer Blüte mit (A) zentrifugalem und (B) zentripetalem komplexem Androeceum. (Nach EHRENDORFER.)

	Dilleniidae	Rosidae
Blätter	meist einfach; Fiederblätter sehr selten	oft gefingert oder gefiedert
Androeceum	Haplostemonie selten	Haplostemonie häufig
falls A ∞ (immer komplexe Androecealorgane (vgl. Abb. 95):	Staubblätter werden **zentrifugal** angelegt (auch bei den Caryophyllidae!)	Staubblätter werden **zentripetal** angelegt
coenokarper Fruchtknoten	oft parakarp	meist septiert
Plazentation	oft parietal (wandständig)	meist zentralwinkelständig
Zahl der Samenanlagen pro Fruchtblatt	meist viele	meist 1–2
Blütenboden		Tendenz zur Bildung becher- oder scheibenförmiger Blütenböden mit Diskus

Wir unterscheiden 4 Überordnungen, nämlich:

Dillenianae mit (1) Dilleniales

Violanae mit (2) Violales
(3) Cucurbitales
(4) Capparales
(5) Salicales

Malvanae mit (6) Malvales
(7) Urticales
(8) Euphorbiales
(9) Thymelaeales
(10) Elaeagnales

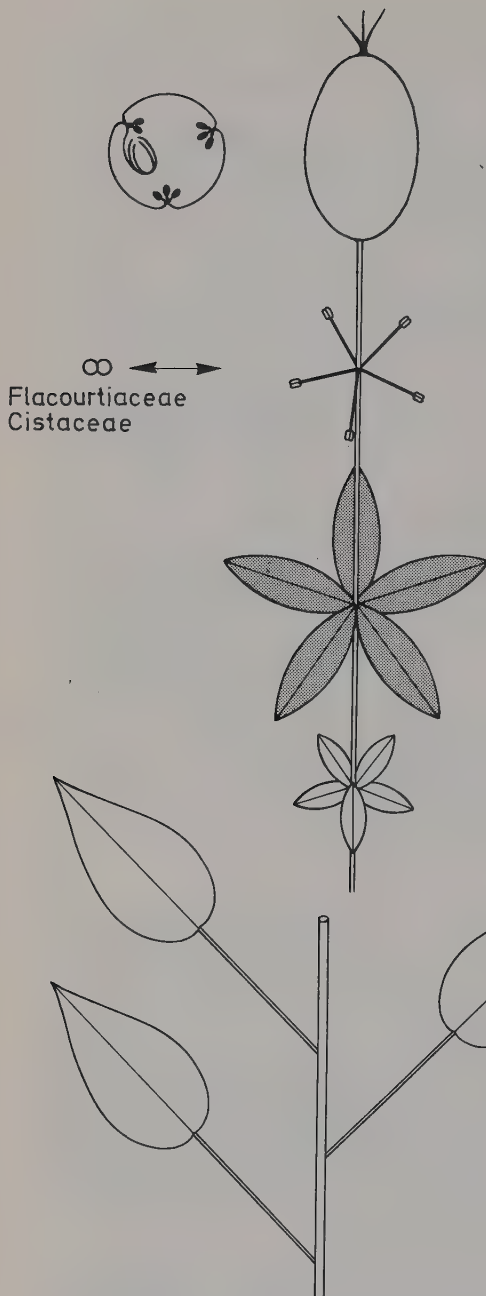
ferner die Theanae mit (11) Theales
(12) Ebenales
(13) Primulales

Überordnung: Dillenianae, mit der einzigen Ordnung:
1. Dilleniales

Die Dilleniales stellen wir an den Anfang wegen verschiedener ursprünglicher Merkmale: Oft vielzählige Blütenglieder, insbesondere im Androeceum; chorikarpe Gynoeceen; nicht selten sind Balgfrüchte sowie bitegmische und crassinucellate Samenanlagen mit kleinem Embryo und mächtigem Endosperm.

Zur Ordnung gehören die südhemisphärischen **Dilleniaceae** (350) und die nordhemisphärischen **Paeoniaceae** (33). Die letztgenannte Familie enthält nur die Gattung *Paeonia* (Pfingstrose), die man früher wegen ihrer Balgfrüchte und des vielzähligen und schraubig angeordneten Androeceums und Perianths zu den Ranunculaceen gestellt hat. Durch die zentrifugale Anlage des Androeceums und den ringförmigen Discus zwischen Androeceum und Gynoeceum, durch einen andersartigen Karyotypus und eine andersartige Struktur der Samen-Reserveproteine ist sie jedoch deutlich von den Ranunculaceen verschieden. Besonders auffällig sind die gleitenden Übergänge zwischen den schraubig gestellten Hoch- und (persistierenden) Kelchblättern.

Die Überordnung **Violanae** setzt sich aus den folgenden Ordnungen Violales, Cucurbitales, Capparales und Salicales zusammen. Der alte Name «**Parietales**» verweist auf die wandständige Stellung der Samenanlagen. Die parakarpen Fruchtknoten werden oft aus 3 (aber auch aus 2 oder 4) Karpellen gebildet. Viele Sippen sind im Gegensatz zu vielen anderen Dilleniidae frei von Gerbstoffen; dort, wo sie vorkommen, sind es – so weit heute bekannt – nur kondensierte Gerbstoffe (Ausnahme: Tamaricaceae).



G: aus (10-5-) 3 (-2) Karpellen verwachsen. Ovar einfächerig, sehr oft aber auch durch vorspringende Plazenten («falsche Scheidewände») ± tief «unecht» gefächert; dadurch die Samenanlagen ± weit von der Peripherie nach innen gerückt. Meist viele Samenanlagen pro Karpell, anatrop, mit 2 Integumenten.
Samen oft mit Endosperm, das bei den Cistaceae und Tamaricaceae stärkehaltig, sonst ölhaltig ist. Fruchtknoten durchweg oberständig; mittelständig bei den Passifloraceae und Caricaceae. Früchte meist lokulizide Kapseln oder Beeren.

A: meist 5, 2 × 5 oder auch häufig stark vermehrt.

C: meist 5, bei den Caricaceae weitgehend verwachsen.

K: meist 5, bei den Caricaceae weitgehend verwachsen.

Blü: radiärsymmetrisch; viele Violaceen (Veilchen) aber dorsiventral. Bei den Caricaceae meist eingeschlechtige Blüten.

Bl: vorwiegend wechselständig (bei Cistaceae aber meist gegenständig), einfach (bei Passifloraceae und Caricaceae auch gelappt bis gefingert).

Pfl: Kräuter, Sträucher oder Bäume.

Bauplan der Violales

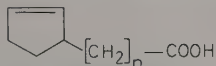


Abb. 96: Violales. A *Helianthemum nummularium* (Cistaceae) (etwas verkleinert); B *Passiflora coerulea* (Passifloraceae), Blüte und Blütenknospe mit Blatt (etw. verkl.); C *Carica papaya* (Caricaceae), Pflanze (stark verkl.). (A nach W. Müller, B nach Wettstein, C nach Harms.)

2. Ordnung: Violales

Die Violales stellen die zentrale Ordnung der Violanae dar mit vielen Familien mannigfaltiger Merkmalsausprägung; die meisten lassen sich durch den Bauplan auf S. 206 beschreiben. Bemerkenswerte Inhaltsstoffe charakterisieren bestenfalls einzelne Familien, von denen die folgenden 6 besprochen werden:

1. *Familie:* **Flacourtiaceae** (1300). Die tropischen, holzigen Flacourtiaceae gelten als relativ primitiv; ihre Blüten sind teilweise noch spiralig («spirozyklisch») und haben meist zahlreiche Staubblätter. Sie schließen an die Dilleniales an und lassen sich als Ausgangspunkt einer möglicherweise stark aufgefächerten Entwicklung zu den einzelnen Familien der Violales bis hin zu den Cucurbitales, Capparales und Salicales verstehen. Ein auffälliges chemisches Merkmal ist das Vorkommen **cyclopentenoider Fettsäuren** (Chaulmoogra-, Hydnocarpussäure). Auch cyanogene Verbindungen mit cyclopentenoidem Ringsystem (Gynocardin-Typ) sind von Interesse, da sie bisher nur hier und bei Passifloraceae gefunden worden sind.



n=10: Hydnocarpussäure
n=12: Chaulmoograsäure

2. *Familie:* **Cistaceae** (175). Die Cistaceae mit der für die mediterranen Macchien bezeichnenden Gattung *Cistus* (Cistrose) und den bis nach Nordeuropa vordringenden, wärmeliebenden Gattungen *Fumana* und *Helianthemum* (Sonnenröschen; Abb. 96 A) haben ebenfalls ein vermehrtes Androeceum. Das Endosperm ist – wie bei den folgenden Tamaricaceae – stärkehaltig, während im übrigen bei den Violales nur ölhaltiges Endospermgewebe vorkommt. Durch Zurücktreten von Kaffeesäure, aber regelmäßigem Vorkommen von Myricetin und Prodelphinidin ergeben sich unmittelbare Beziehungen zu den Dilleniales.

3. *Familie:* **Tamaricaceae** (100). Schuppenblättrige Pflanzen, wie die viel gepflanzte Tamariske (*Tamarix*) und – auf Flußschottern besonders im alpinen und skandischen Raum – der Rispelstrauch (*Myricaria germanica*).

4. *Familie:* **Violaceae** (850). Die meisten Gattungen dieser Familie sind trop.-subtropische Holzpflanzen. Die Gattung *Viola* (Veilchen; 450), deren Arten durchweg Kräuter sind, hat weltweite Verbreitung gefunden. Ihre Blüten haben einen 5-zähligen Kelch und eine 5-zählige Krone und sind von dorsiventraler Symmetrie, wobei das vordere Kronblatt gespornt ist. Das Garten-Stiefmütterchen geht auf *V. altaica* und *V. lutea* als Stammarten zurück. Viele Gattungen haben schleimreiche Blätter und Blüten; der Schleim ist vorwiegend in der Epidermis lokalisiert.

5. *Familie:* **Passifloraceae** (600). Sproßrankende Kletterpflanzen mit Androgynophor und Nebenkrone («Dornenkrone Christi»; Abb. 96 B). Passionsblumen (*Passiflora*-Arten) sind als Zierpflanzen, manche tropischen Arten auch als Lieferanten eßbarer Früchte (Grenadilla, «Maracuja»-Saft) geschätzt. Extrakte von *Passiflora incarnata* gelten – möglicherweise auf Grund des Gehalts an Maltol und Vitexin – als leichte Sedativa. Über cyanogene Verbindungen siehe Flacourtiaceae.

6. *Familie:* **Caricaceae** (45), mit dem in den Tropen viel kultivierten Melonenbaum, *Carica papaya (Abb. 96 C)*. Wichtige Inhaltsstoffe sind Senfölglukoside und Myrosinase (Beziehungen zu den Capparales? s. dort) sowie das proteolytische Enzym Papain im Milchsaft der gegliederten Milchsaftschläuche, das als Bestandteil von «Steakzartmachern» sowie «verdauungsfördernder» Präparate verwendet wird. Handelspapain enthält auch eine Reihe weiterer Enzymaktivitäten. Papain und Chymopapain sind elektrophoretisch rein darstellbare Proteasen, von denen letztere auch zur Behandlung des Bandscheibenvorfalls eingesetzt wird («Chymonukleolyse»).

Arznei- und Nutzpflanzen der Violales.

Flacourtiaceae. *Hydnocarpus*-Arten (Chaulmoograsäure).
Violaceae. *Viola*-Arten (Herba Violae tricoloris).
Passifloraceae. *Passiflora*-Arten (Herba Passiflorae; Extr.; eßbare Früchte: Grenadilla, Maracuja).
Caricaceae. *Carica papaya* L. (Papain; Chymopapain; Papaya-Früchte).

3. Ordnung: Cucurbitales

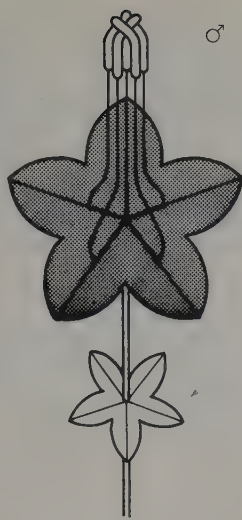
Die Cucurbitales mit der einzigen Familie **Cucurbitaceae** (850), Kürbisgewächse, schließen sich sehr eng an die Violales an und könnten mit ihnen vereinigt werden. Sie besitzen Sproßranken wie die Passifloraceae und sympetale, eingeschlechtige Blüten wie die Caricaceae.

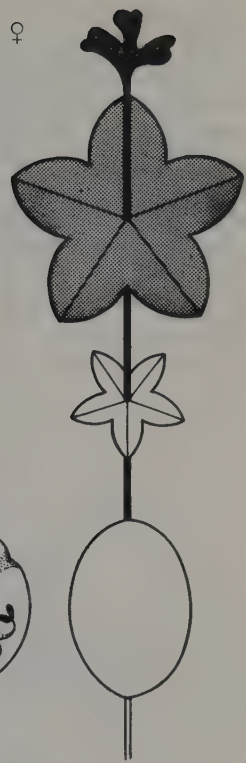
Über den Bauplan unterrichtet die S. 209.

Chemische Charakteristika:

Zu den bemerkenswertesten Inhaltsstoffen gehören **Triterpen-Bitterstoffe.** Vor allem die Früchte von Cucurbitaceen schmecken, abgesehen von den durch Züchtung gewonnenen Kulturformen (Gurken, Kürbisse, «süße» Melonen) intensiv bitter. Die Analyse der Bitterstoffe hat ergeben, daß es sich in vielen Fällen um charakteristische, in gestreckten Idioblasten lokalisierte Verbindungen handelt, die außer bei Cucurbitaceen vereinzelt in weiteren dilleniiden Sippen gefunden wurden: *Iberis* (Brassicaceae), *Begonia* (Begoniaceae), *Datisca* (Datiscaceae), *Crinodendron* (Malvales), einige Vertreter

A: (♂ Blüte): meist 5 Staubblätter, ± hoch mit dem Blütenbecher und untereinander (gruppenweise oder ganz) verwachsen. Staubblätter gewöhnlich monothezisch, Theken oft gekrümmt.





C: (5), selten frei.

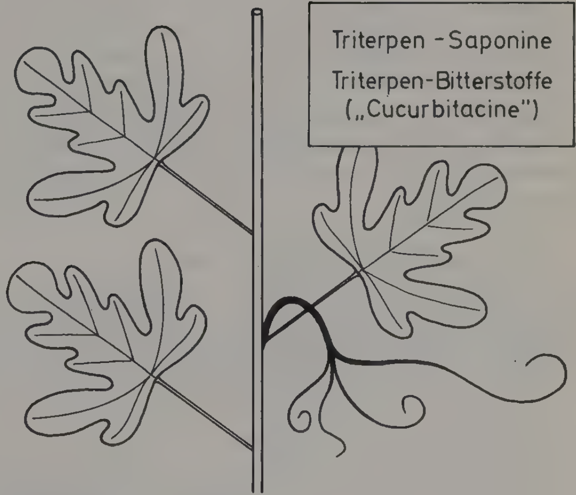
K: (5).

G: (♀ Blüte): meist 3 Fruchtblätter zu einem parakarpen, unterständigen Fruchtknoten verwachsen. Viele Samenanlagen an dicken, nach innen gewucherten und nach außen zurückgebogenen Plazenten, anatrop, meist bitegmisch; 1 Griffel mit 3 ± gegabelten Narben; Frucht meist eine Beere.

Blü: eingeschlechtig (ein- oder zweihäusig), radiärsymmetrisch.

Bl: wechselständig, meist gelappt, mit Sproßranken.

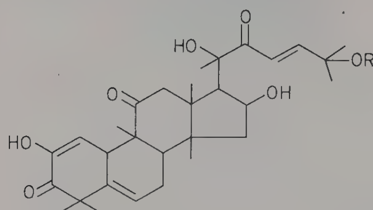
Pfl: meist einjährige Kräuter mit bikollateralen Leitbündeln.



Bauplan der Cucurbitales

der Euphorbiaceen sowie *Anagallis* (Primulaceae). Außerhalb der Dilleniidae sind Cucurbitacine bisher nur von drei Arten bekannt.

Diese **Cucurbitacine** (auch Elatericine genannt) sind triterpenoide tetrazyklische Bitterstoffe, meist in glykosidischer Bindung vorliegend, die die Giftigkeit vieler Vertreter der Familie bedingen. Sie dürften auch für die früher geübte Verwendung von Cucurbitaceen-Drogen als drastische Laxantia verantwortlich sein (z. B. Koloquinthen, den geschälten Früchten von *Citrullus colocynthis*). Interessant sind die Cucurbitacine auch wegen ihrer tumornekrotisierenden Wirkungen, wobei die geringe therapeutische Breite ihre Anwendung als Arzneimittel bisher verbietet.



Cucurbitacin-Grundgerüst

Die Biogenese der Cucurbitacine führt durch unterschiedliche Substitutionen und Abwandlung des Cucurbitacin-Grundgerüsts (vgl. Formel) zu einer Schar einander ähnlicher Verbindungen, von denen das Cucurbitacin B offenbar am häufigsten vorkommt. Die Ausbildung eines spezifischen Cucurbitacintyps wird – ebenso wie das Ausmaß der Cucurbitacinproduktion oder das Vorkommen als Aglykon oder Glykosid – jeweils durch bestimmte Gene determiniert.

Neben den tetrazyklischen Cucurbitacinen kommen verbreitet in der Familie auch – ebenfalls bitter schmeckende – pentazyklische Triterpen-Saponine vor.

Bekannte Vertreter der Cucurbitaceae sind der Kürbis (*Cucurbita pepo*, aus dem tropischen Amerika), dessen Samen – früher als Bandwurmmittel gebraucht – als Mittel gegen Prostatabeschwerden empfohlen werden, die Gurke (*Cucumis sativus*, aus dem tropischen Asien), die gelbfleischige Zuckermelone (*Cucumis melo*) und die rotfleischige Wassermelone (*Citrullus lanatus*). Einheimisch ist *Bryonia*, die Zaunrübe mit roten oder schwarzen Früchten, deren Wurzel früher wie die Koloquinthen als drastisches Laxans benutzt wurde; Verwendung von *Bryonia* als Rheumamittel heute nur noch in der Homöopathie.

Arznei- und Nutzpflanzen der Cucurbitales

Cucurbitaceae. *Bryonia dioica* Jacq. (Radix Bryoniae), *Citrullus colocynthis* (L.) Schrad. (Fructus Colocynthidis), *C. lanatus* (Thunb.) Matsum. et Nakai (Wassermelone), *Cucumis melo* L. (Melone), *C. sativus* L. (Gurke), *Cucurbita pepo* L. (Kürbis, Zucchini; Semen Cucurbitae), *Lagenaria siceraria* (Mol.) Standl. (Flaschenkürbis, Kalebasse; weltweit in den Tropen angebaut).

4. Ordnung: Capparales

Die Capparales schließen sich an die Violales und Cucurbitales durch ihre parakarpen Fruchtknoten mit parietaler Stellung der Samenanlagen an. In der Blüte herrscht 4-Zähligkeit vor.

Auch der Nachweis von m-Carboxy-phenylalanin bei Vertretern der Cucurbitaceae, das sporadische Vorkommen von Cucurbitacinen bei Brassicaceen (in *Iberis*-Arten) wie

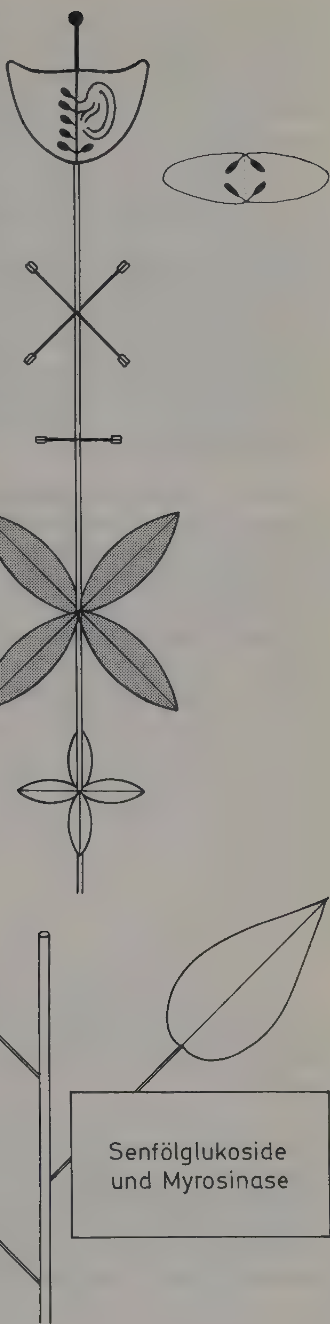
G: 2–4 bis mehrere Fruchtbl. zu einem parakarpen Fruchtkn. verwachsen; bei den Brassicaceae als G(2) gedeutet; die Fruchtblätter bilden den Rahmen («Replum»), in den eine häutige, «falsche» Scheidewand eingespannt ist. – Früchte mehrsamige Kapseln («Schoten», «Schötchen») oder einsamige Schließfrüchte (Brassicaceae), bei Capparaceae und Resedaceae Beeren, Kapseln oder Steinfrüchte. Samenanlagen ± kampylotrop, mit parietaler Plazentation. – Reife Samen ohne Endosperm, mit gekrümmtem, ölhaltigem Keimling. – Verschiedentlich Gynophor oder Androgynophor.

A: ursprünglich wohl 2-kreisig; entweder im äußeren Kreis nur 2 kürzere Staubgefäße (die 2 übrigen ausgefallen): Brassicaceae und einige Capparaceae, z. B. *Cleome spinosa;* oder nur 1 episepaler, tetramerer Staubblattkreis *(Cleome tetranda),* der bei vielen Capparaceen und Resedaceen stark vermehrt sein kann (∞: *Capparis spinosa*).

C: } meist 4-zählig; bei Resedaceae selten 4- *(R. luteola),* meist aber 5- oder
K: } 6-zählig (z. B. *R. lutea*).

Bl: wechselständig, einfach oder geteilt, ohne (Brassicaceae) oder z. T. auch mit Nebenblättern.

Pfl: Kräuter, selten Holzpflanzen.



Bauplan der Capparales

auch das Auftreten von Senfölglukosiden + Myrosinzellen bei Caricaceen könnte die Verwandtschaft der Capparales mit den Violales + Cucurbitales untermauern.

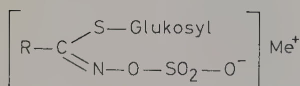
In diesem Zusammenhang sind die AS-Sequenzanalysen vom Cytochrom c (Abb. 5) von besonderer Bedeutung, die die große Ähnlichkeit zwischen *Cucurbita* und *Brassica* auch von dieser Seite her stützen (nur 5 unterschiedliche AS-Positionen!).

Die «Ableitung» von der Papaveraceenblüte wie auch die Homologisierung der Schotenfrüchte beider Pflanzengruppen läßt sich aufgrund neuer Untersuchungen nicht mehr aufrecht erhalten, so daß sich auch die frühere Zusammenfassung der Papaverales und Capparales zu einer Ordnung («Rhoeadales») als unnatürlich erwiesen hat. Die schon seit langem bekannten Unterschiede in wichtigen Inhaltsstoffen (z. B. Benzylisochinolin-Alkaloide einerseits, Senfölglukoside andererseits) stellten eine nähere Verwandtschaft ohnehin in Frage.

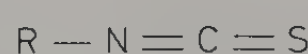
Den Hauptanteil der Ordnung stellen die Brassicaceae und Capparaceae mit einem einigermaßen übereinstimmenden Bauplan. An diese lassen sich die Resedaceae anschließen. Über den Bauplan dieser Familien unterrichtet die Übersicht auf S. 211.

Chemische Eigenschaften:

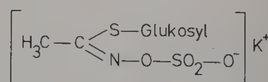
1. Sehr bezeichnend sind die in allen Familien der Capparales vorkommenden schwefelhaltigen **Senfölglukoside** (= Glukosinolate), die Muttersubstanzen der scharf schmeckenden bzw. stechend riechenden «Senföle». Diese Verbindungen, Ester der Isothiocyansäure, entstehen durch eine intramolekulare Umlagerung des instabilen Aglykons, wenn durch das Enzym Myrosinase die Glukose abgespalten wird. Diese Thioglukosidase ist in besonderen Zellen («Myrosinzellen») lokalisiert und kann erst nach einer Zerstörung des Gewebes mit dem Substrat in Kontakt treten. Das einfachste Senfölglukosid ($R = CH_3$) ist das in allen Familien der Capparales vertretene Glukocapparin.



Glukosinolate
(allgemeine Formel)



Senföle
(allgemeine Formel)

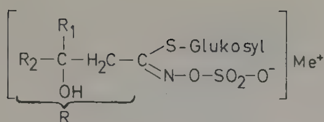


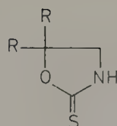
Glukocapparin

Charakteristisch für die Capparales ist das Vorkommen von heteroaromatischen (z. B. Indol-) Glukosinolaten. Dadurch unterscheiden sie sich von allen übrigen Senfölglukosidführenden Familien, bei denen derartige Verbindungen bisher nicht gefunden worden sind.

Neben der zu Senfölen führenden Spaltungsreaktion können aus Glukosinolaten unter besonderen Bedingungen auch Rhodanide gebildet werden. Hohe Rhodanidkonzentration kann beim Verzehr großer Mengen von Kohl (bzw. bei nahezu ausschließlicher Ernährung durch Kohl in Notzeiten) zu Kropfbildung führen (SCN^- als kompetitiver Hemmstoff der für die Jodthyroninsynthese in der Schilddrüse benötigten Jodid-Ionen). Strumigen* wirken auch Verbindungen vom Typ des Thio-Oxazolidons (Goitrine), die durch intramolekulare Zyklisierung von solchen Senfölen entstehen, die am C 2 des Rests R eine OH-Gruppe tragen.

* Kropferzeugend; in diesem Falle kompensatorische Vergrößerung der Schilddrüse infolge der thyreostatischen Wirkung der Goitrine.





Progoitrine
(allgemeine Formel)

Goitrine
(allgemeine Formel)

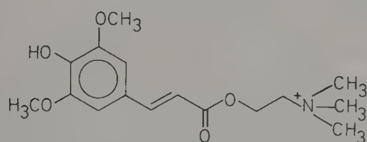
Senföle bedingen den scharfen Geschmack vieler Capparales und damit ihre Verwendung als Gewürz: Senf, Meerrettich, Kapern. Außer der früher arzneilich genutzten Hautreizwirkung z. B. des Allylsenföles ist auch die z. T. beachtliche antibiotische Wirkung mancher Senföle erwähnenswert.

2. Die Samen der Capparales sind reich an **fettem Öl.** Hier dominieren Glyzeride der ungesättigten Fettsäuren, wobei meist die Erucasäure (eine C 22-, Δ 13-Fettsäure, diese aber nur bei den Brassicaceae vorkommend), Ölsäure (C 18, Δ 9) oder Linolsäure (C 18, Δ 9, 12) überwiegen.

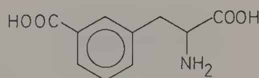
3. Gerbstoffe und deren Bausteine (Procyanidine, Gallus- und Ellagsäure) scheinen gänzlich zu fehlen.

4. Unter den Zimtsäurederivaten fällt besonders die Akkumulation von **Sinapinsäure** und Ferulasäure auf. Beide Verbindungen sind häufig an andere Körper geknüpft, wie an Anthocyane (Rubrobrassicin, das rote Hauptpigment des Rotkohls, ist z. B. eine Verbindung von Cyanidin-glukosid mit 2 Mol. Sinapinsäure) oder an Cholin (Sinapin = Sinapinsäure + Cholin, in Samen der Brassicaceen weit verbreitet; eine ähnliche Verbindung ist auch bei den Capparaceen bekannt).

5. Resedaceen und (manche) Brassicaceen ähneln sich in der Synthese nichtproteinogener aromatischer Aminosäuren, die in meta-Position eine Carboxylgruppe tragen (sog. **m-Carboxysäuren** wie z. B. m-Carboxy-phenylalanin). Das Auftreten dieser seltenen Aminosäuren ist im Hinblick auf die Biogenese der Glukosinolate (aus Aminosäuren) sehr interessant.



Sinapin



m-Carboxy-phenylalanin

Im Mittelpunkt der Ordnung steht die

1. *Familie:* **Brassicaceae** (= Cruciferae, Kreuzblütler; 3000, von denen mehr als 100 in Mitteleuropa wild vorkommen). Ihr Verbreitungsschwerpunkt liegt auf «offenen» Böden, wo die z. T. autogamen, 1-jährigen Arten (Therophyten) als Ruderalpflanzen oder Ackerunkräuter optimale Bedingungen finden. Trotz der hohen Zahl an Arten und Gattungen sind die Brassicaceen von erstaunlich einheitlichem Bau. Die Blätter stehen wechselständig und haben keine Nebenblätter. Die Blüten lassen sich durch die Blütenformel K4 C4 C2:0+4 G($\underline{2}$) kennzeichnen. Neben den 2 kurzen und 4 langen Staubblättern fallen die charakteristischen Früchte auf, die als S c h o t e n bzw. S c h ö t c h e n oder einsamige N ü ß c h e n entwickelt sind (vgl. dazu den Bauplan S. 211 und die Abb. 97).

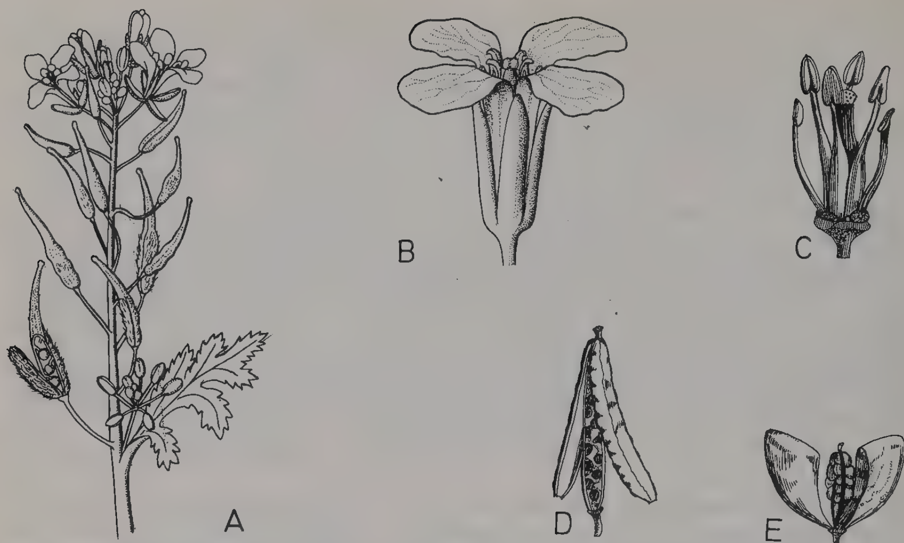


Abb. 97: Brassicaceae. A *Sinapis alba,* Sproß mit Blüten und geschnäbelten Früchten (Schoten); eine geöffnet (½ ×). B *Brassica nigra*, Blüte (vergr.). C *Cardamine pratensis,* Blüte nach Entfernung des Perianths (4 ×). D, E Früchte von *Cheiranthus cheiri* (Schote) bzw. *Capsella bursa-pastoris* (Schötchen). [A nach WALT. MÜLLER (veränd.); B, C, E nach BAILLON; D nach FIRBAS].

Die kampylotropen Samenanlagen entwickeln sich zu Samen, deren Endosperm höchstens als schmale, wandständige Zellage erhalten bleibt und einen großen, gekrümmten Embryo umschließt. Für manche Samen (z. B. *Brassica nigra, Sinapis alba*) ist eine quellbare Schleimepidermis über einem Gewebe aus Palisaden- und Großzellen charakteristisch.

Eine Reihe von Arten sind als **Nutzpflanzen** von Bedeutung, wobei in manchen Fällen die bei den meisten Brassicaceen nachgewiesenen Senfölglukoside erwünschte Inhaltsstoffe darstellen, die den scharfen Geschmack bedingen.

Dies gilt z. B. für die Kulturvarietäten von *Raphanus sativus* (Rettich, Radieschen; Hypocotylknollen mit Anteilen der Pfahlwurzel) oder für die Rüben von *Armoracia rusticana,* dem Meerrettich ebenso wie für die Samen von *Brassica nigra* (schwarzer Senf) und *Sinapis alba* (weißer Senf), die nach Vermahlung mit verschiedenen Zusätzen die scharfschmeckende Würze «Senf» liefern. Das früher aus den schwarzen Senfsamen gewonnene Allylsenföl wird heute synthetisch hergestellt.

Als Gemüse- und Futterpflanzen sind die Kulturvarietäten der Kohlpflanze *Brassica oleracea,* die als Wildform noch heute an der Atlantikküste vorkommt (S-England, Helgoland), der weißen Rübe *Brassica rapa* (Stoppelrübe) und Kohlrübe *Brassica napus* (Steckrübe) von Bedeutung.

Die Verwandtschaftsverhältnisse von *Brassica*-Arten sind durch Untersuchungen am Enzym Ribulose-1,5-bisphosphat-carboxylase-oxygenase (= Rubisco = F-1-Protein) aufgeklärt worden (siehe auch S. 15). Da die große Untereinheit des Enzyms im Chloroplasten codiert und gebildet wird, wird sie mütterlich vererbt und kann – falls beide Hybridisierungspartner unterschiedliche Rubisco-Typen aufweisen – als «Vaterschaftstest» die Herkunft aufklären. So ist der «indische Braunsenf» *Brassica juncea* ein Hybrid aus dem schwarzen Senf *B. nigra* (♂) und dem Feldkohl *B. campestris* (♀); für *B. carinata* war *B. oleracea* der väterliche und *B. nigra* der mütterliche Elter (Abb. 98).

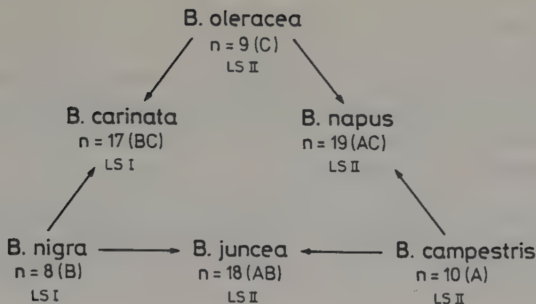
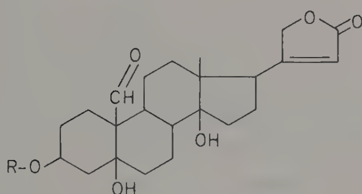


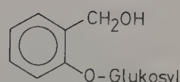
Abb. 98: Das Hybridisierungsschema von drei *Brassica*-Arten mit haploidem Chromosomensatz n, Genombezeichnung und Typ der großen Untereinheit (LS) des F1-Proteins. (Nach Robbins und Vaughan.)

Zur Gewinnung der Samenöle werden vor allem Raps (*Brassica napus* var. *napus*) und Rübsen (*B. rapa* var. *silvestris*) angebaut. In gehärtetem Zustand sind diese fetten Öle wichtige Rohstoffe zur Margarineherstellung. Die bis zu 50% im Rapsöl enthaltene, kratzend schmeckende Erucasäure verbietet die unmittelbare Verwendung als Speiseöl, zumal nach Beobachtungen von Tierversuchen sie zu einer Reihe von Organschädigungen führen kann, doch sind Erucasäure-arme Sorten bereits im Anbau.

Arzneilich ist das Vorkommen von Cardenoliden (mit Strophantidin als Aglykon*) im Goldlack, *Cheiranthus cheiri*, und *Erysimum*-Arten erwähnenswert.



Helveticosid: R = Digitoxose
Erysimosid: R = Digitoxose + Glukose



Salicin

2. *Familie:* **Capparaceae** (800). Insbesondere das vermehrte Androeceum unterscheidet diese meist holzigen Pflanzen von den Brassicaceae. Die Blütenknospen von *Capparis spinosa,* einem kleinen mediterranen Felsenstrauch, kommen als Kapern in den Handel (Senföle!).

3. *Familie:* **Resedaceae** (70) mit den weiß- oder gelbblühenden, bei uns verwilderten und eingebürgerten *Reseda*-Arten.

* Helveticosid und Erysimosid, Formeln s. o.

Arznei- und Nutzpflanzen der Capparales

a) **Senfölpflanzen**

Brassicaceae. *Brassica nigra* (L.) Koch (Semen Sinapis, Schwarzer Senf) und *Sinapis alba* L. (Semen Erucae, Weißer Senf), sowie *Brassica juncea* (L.) Czern., *Armoracia rusticana* Gaertn., Mey et Scherb. (Meerrettich), *Lepidium sativum* L. (Gartenkresse).

Capparaceae. *Capparis spinosa* L. (Kapern).

b) **Ölpflanzen**

Brassicaceae. *Brassica napus* L. *var. napus* (Raps) und *B. rapa var. silvestris* (Rübsen): Oleum Rapae; weitere Samenöle von geringerer wirtschaftlicher Bedeutung u. a. in *Brassica campestris* s. l., *B. nigra* (L.) Koch, *Crambe maritima* L., *Camelina sativa* (L.) Crantz, *Eruca sativa* (Mill.) Thell., *Sinapis alba* L.

c) **Gemüsepflanzen**

Brassicaceae. *Brassica chinensis* L. (Chinakohl), *B. napus* L. *var. napobrassica* (L.) Reichenb. (Steckrübe), *B. oleracea* L. (Kohl, in verschiedenen Varietäten), *Raphanus sativus* L. (Rettich, Radieschen).

5. Ordnung: Salicales

Zur einzigen Familie **Salicaceae** (350) gehören die beiden zweihäusigen Gattungen *Salix* (Weide) und *Populus* (Pappel). Ihre Blüten sind von stark vereinfachtem Bau (Abb. 99) und zu Kätzchen vereint. Trotz des unauffälligen Perianthes sind nur die Pappeln anemogam (Weiden als Bienen«futter» im Frühjahr!).

Durch die zahlreichen Samenanlagen im parakarpen, aus 2 Fruchtblättern verwachsenen Fruchtknoten schließen sich die Salicales an die vorhergehenden Ordnungen an. Eine Verwandtschaft mit den übrigen Kätzchenblütlern (vgl. Hamamelididae) ist u. a. aufgrund des offenbar völligen Fehlens von Ellagsäure und Ellagitanninen schwer vorstellbar; Procyanidine und Catechine sowie davon abgeleitete Gerbstoffe kommen dagegen vor.

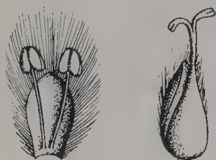


Abb. 99: *Salix viminalis, Salicaceae:* ♂ und ♀ Blüte mit ihren Tragblättern (vergr.). (Nach Schimper.)

Charakteristische Inhaltsstoffe der Salicales sind **Phenolheteroside,** insbesondere Salicin, ein Salicylalkohol-Glukosid, und Populin (Benzoylrest an der Glukose des Salicins). Auf Grund des Gehalts an Salicin wurde Weidenrinde früher viel als Antirheumaticum benutzt und stand auch als «europäische Fieberrinde» in hohem Ansehen. Durch die Entwicklung synthetischer Salicylsäurepräparate (z. B. Aspirin), für die Naturstoffe wie das Salicin Vorbild waren, ist die Droge heute entbehrlich geworden.

Viele Salicaceae lieben feuchte, nährstoffreichere Böden. Die nur wenige cm hohen Spalierweiden der Hochgebirge und der Arktis (z. B. *Salix herbacea*) vermögen selbst noch die kurze Vegetationsperiode in «Schneetälchen» zu überdauern.

Arzneipflanzen der Salicales

Salicaceae. *Salix*-Arten (Cortex Salicis); *Populus*-Arten (Gemmae Populi; «Pappelsalbe»).

Die Überordnung der **Malvanae** setzt sich aus den Ordnungen Malvales, Urticales und Euphorbiales zusammen, denen die Thymelaeales und Elaeagnales angeschlossen werden können. Bei diesen Ordnungen ist die Tendenz zur Reduktion der Blüten (Einge-

schlechtigkeit! Windblütigkeit!) unverkennbar. Die Samenanlagen stehen im Gegensatz zu denen der Violanae meist zentralwinkelständig im gekammerten Fruchtknoten. Durch charakteristische Inhaltsstoffe sind nur einzelne Ordnungen oder Familien gekennzeichnet: Schleime bei den Malvales und Urticales, toxische Diterpene bei den Euphorbiales und Thymelaeales, Methylxanthinderivate bei den Sterculiaceen.

Die Einordnung der Urticales und Euphorbiales bei den Malvanae ist nicht unumstritten, wobei die Bewertung der Merkmale unterschiedlich ist. Die Urticales mit ihren apetalen Blüten werden z. B. auch den Hamamelididae zugestellt, zeigen mit diesen allerdings in den chemischen Merkmalen (keine Gerbstoffe) wenig Übereinstimmung; von den Euphorbiales werden auch Beziehungen zu den Rosidae gesehen.

6. Ordnung: Malvales

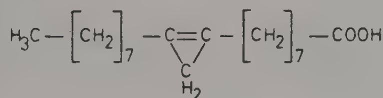
Diese Ordnung ist durch eine Reihe von Merkmalen gut charakterisiert (vgl. dazu auch den Bauplan S. 218):

- durch die Knospenlage der Blütenblätter: Kelch klappig, Krone häufig gedreht
- durch die Abweichung von der 2 × 5-Zähligkeit des Androeceums: äußerer Staubblattkreis meist ausgefallen, innerer (zentrifugal!) vermehrt
- durch die ± weit miteinander zu einer Röhre verwachsenen Filamente [daher der alte Name Columniferae (Columna = Säule) für die Malvales]
- durch Büschelhaare und kleine, tonnenförmige Drüsenhaare mit antiklinen Wänden.

Für die chemische Kennzeichnung der Ordnung stehen zwei Merkmale im Vordergrund, die durchweg bei Vertretern aller Familien anzutreffen sind:

- Eigenartige Fettsäuren mit einem Cyclopropenring und
- in Idioblasten (Schleimzellen, Schleimlücken) angehäufte Schleime.

Die **cyclopropenoiden Fettsäuren** vom Typ der Sterculia- oder Malvalsäure sind vor allem in den Samenölen (als Bestandteil der Glyzeride) enthalten. Auf ihrer Anwesenheit beruht die sogenannte Halphen'sche Probe*, durch die z. B. die Anwesenheit von Baumwollsamenöl in anderen Ölen festgestellt werden kann. Diese Säuren sind – mit bisher einer Ausnahme – nur bei Malvales gefunden worden und insofern ein spezifisches chemisches Merkmal der Ordnung. Sie entstehen durch C-Methylierung aus Ölsäure oder homologen Verbindungen mit Hilfe von S-Adenosylmethionin.



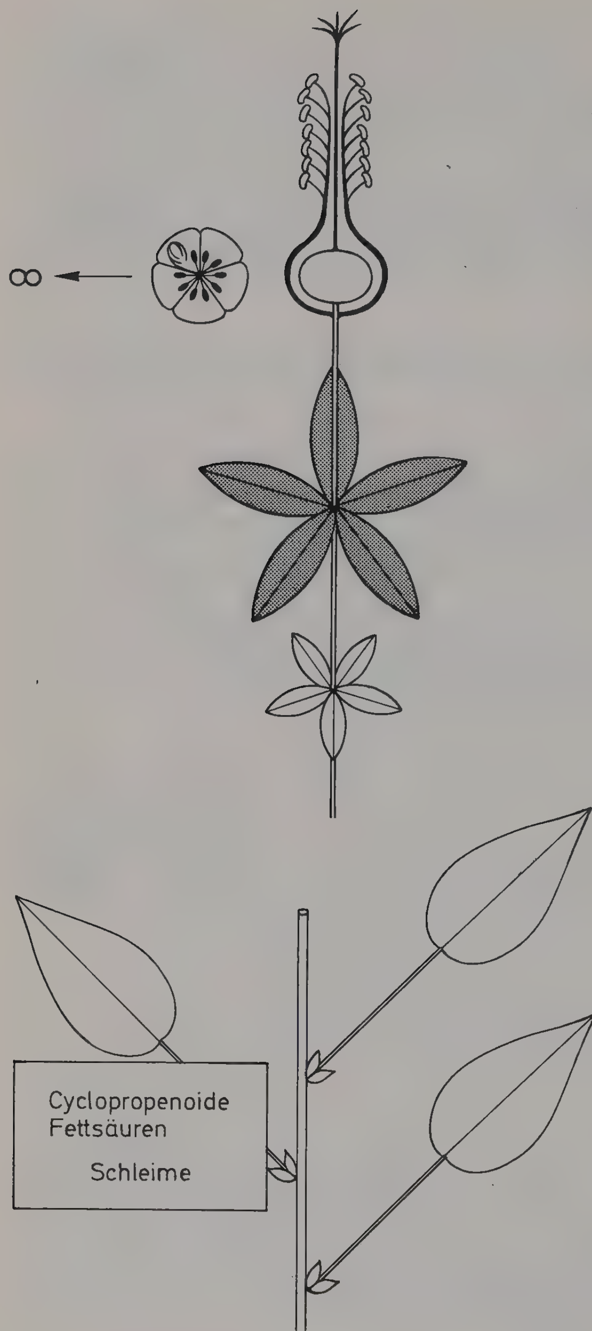
Sterculiasäure

Die **Schleime** der Malvales sind saure Polysaccharidgemische, die überwiegend in Schleimzellen, seltener in Schleimlücken lokalisiert sind. Bausteine sind neben Hexosen und Pentosen Uronsäuren. Die Zusammensetzung der Schleime kann – ebenso wie der Gehalt der Organe an Schleim – erheblich schwanken.

Die wichtigsten Familien der Malvales sind die Tiliaceae, Dipterocarpaceae, Bombacaceae, Sterculiaceae und Malvaceae.

---

* Rotfärbung beim Erhitzen einer Lösung des Öls in mit Schwefel gesättigtem Schwefelkohlenstoff, dem noch Isoamylalkohol zugesetzt ist.



G: aus (2-) 5 (– ∞) Karpellen, durchweg echt synkarp mit zentralwinkelständigen Samenanlagen (1 – ∞). Diese meist bitegmisch und crassinucellat.

A: innerer Staubblattkreis zumeist vermehrt, äußerer Staubblattkreis oft staminodial oder fehlend.
Filamente meist zu einer Röhre verwachsen (bei den Tiliaceen noch weitgehend frei). Antheren z. T. (Malvaceae) nur noch monothezisch, sich mit Längsklappen öffnend.

C: meist 5. In der Knospenlage vielfach gedreht.

K: meist 5, z. T. mit Außenkelch (3 Außenkelchblätter: *Malva*) (6–9 Außenkelchblätter: *Althaea*).
Kelchblätter in der Knospenlage meist klappig.

Bl: wechselständig, meist ungeteilt, häufig auch gelappt bis gefingert; Nebenblätter meist hinfällig.

Pfl: Holzpflanzen oder – weniger häufig – Kräuter.
Zumeist in den Tropen.

Bauplan der Malvales

1. *Familie:* **Tiliaceae** (400). Überwiegend tropische Holzpflanzen, die wir wegen ihrer noch meist freien Staubblätter an den Anfang der Malvales stellen. Einheimisch sind die Winterlinde *Tilia cordata* (kleinere Blätter, unterseits mit braunen Haarbüscheln in den Achseln der Adern) und die Sommerlinde *T. platyphyllos* (größere Blätter mit weißen Haarbüscheln). Die Blütenstände sind dichasial gebaut und 5–11- (*T. cordata*) bzw. 2–5-blütig (*T. platyphyllos,* Abb. 100 A), am Grunde mit dem flügelartigen Vorblatt verwachsen. Der 5-fächerige Fruchtknoten mit 2 × 5 Samenanlagen wird zu einer 1-samigen Nuß. Von den tropisch-subtropischen Vertretern seien erwähnt: *Corchorus*-Arten als Lieferanten von Jute (gelbliche, verspinnbare Stengelfasern; zur Herstellung von Jutesäcken und Jutetaschen u. a. m.) und *Sparmannia africana,* die Zimmerlinde aus dem Kapland, mit thigmonastisch reizbaren Staubblättern.

2. *Familie* **Dipterocarpaceae** (400). Bei diesen Bäumen der außeramerikanisch-tropischen Regenwälder wachsen die 2 (oder 5) Kelchblätter an der fertigen Nußfrucht zu bis über 10 cm langen Flügeln aus («Flügelnußgewächse»).

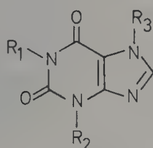
Die Dipterocarpaceen besitzen schizogene Exkretgänge. Diese enthalten Balsame, und zwar Mischungen von Triterpenharzen mit ätherischen Ölen, in denen Sesquiterpene (neben Monoterpenen) überwiegen. Das Dammarharz z. B. stammt von *Shorea wiesneri.* Als familienspezifisches, sonst unbekanntes Triterpen scheint sich das Dammaran-Derivat Dipterocarpol herauszustellen.

Interessant ist, daß besonders in Markhöhlungen älterer Bäume von *Dryobalanops aromatica* weiße Kristalle entstehen, die aus fast reinem D-Borneol bestehen («Borneo-Campher»).

In Blättern und Rinden sind Schleimzellen und Schleimlücken verbreitet. Dieses Merkmal sowie ein in manchem (Phloem! Haare!) recht übereinstimmender anatomischer Bau nähern die Dipterocarpaceae den übrigen Malvales, speziell den holzigen Tiliaceae.

3. *Familie:* **Bombacaceae** (200). Tropische Bäume, z. B. der afrikanische Affenbrotbaum *Adansonia digitata* oder der SO-asiatische Durianbaum (*Durio zibethinus*) mit seinen «höllisch stinkenden, aber himmlisch schmeckenden» Früchten. Die Haare der inneren Epidermis der Fruchtwand von *Ceiba pentandra, Bombax malabaricum* u. a. Arten spielen als Füll- und Polstermaterial («Kapok») eine Rolle.

4. *Familie:* **Sterculiaceae** (1000). Vertreter dieser ebenfalls tropischen Pflanzenfamilie sind reich an Methylxanthinderivaten, wobei beim Kakao Theobromin, bei den Cola-Samen Coffein überwiegt. Sowohl für den Kakaobaum *Theobroma cacao* (Heimat Mittel- und Südamerika, aber überall in den Tropen, bes. Westafrika und Brasilien kultiviert) wie für die Colabäume *Cola nitida, C. acuminata* u. a. (Heimat tropisches Westafrika) ist Kauliflorie bezeichnend. (Abb. 100 B)



	R_1	R_2	R_3
Coffein	CH_3	CH_3	CH_3
Theobromin	H	CH_3	CH_3
Theophyllin	CH_3	CH_3	H
Xanthin	H	H	H

Aus der Gattung *Brachychiton* stammen die bekannten «bottle trees» Australiens, während die Flaschenbäume der Baobabs (Gattung *Adansonia,* aus der verwandten Familie Bombacaceae) ursprünglich in Afrika und Madagaskar beheimatet waren.

Zur Gewinnung von Kakao und Schokolade werden die zahlreichen Samen den bis 25 cm langen Schließfrüchten des Kakaobaums (Abb. 100 C) entnommen und einem Fermentationsprozeß unterworfen. Er führt zur Bildung erwünschter Aromastoffe und durch Oxidation polyphenolischer Inhaltsstoffe zur Braunfärbung der ursprünglich weißen Samen. Nach dem Rösten werden sie von der Samenschale befreit und nach Entfernung der sandig schmeckenden Radicula fein vermahlen. Die erhitzte Masse, die





A

Abb. 100: Malvales. A *Tilia cordata*, Tiliaceae. Blütendiagramm und Blütenstand. Stiel (a) mit dem Vorblatt (b) verwachsen. B, C *Theobroma cacao*, Sterculiaceae. Pflanze mit stammbürtigen Früchten und einzelne Frucht, z. T. aufgeschnitten (A 1 ×, nach BERG u. SCHMIDT; B 1/10 ×, Original, C ca. 1/3 ×, nach WETTSTEIN, etwas verändert).



B



C

1–2% Theobromin, ca. 0,2–0,3% Coffein und 50% Fett enthält, wird in Blöcke gegossen und stellt die Rohschokolade dar. Kakaopulver entsteht durch Abpressen des Fettes (der «Kakaobutter») aus den gemahlenen Samen. Pharmazeutisch hatte Oleum Cacao als ein bei Zimmertemperatur festes Fett mit einem knapp unter der Körpertemperatur liegenden Schmelzpunkt als Zäpfchengußmasse Bedeutung.

Auch bei der Colapflanze sind die Samen (genauer die Kotyledonen) Ausgangsstoff für die Gewinnung von Anregungsmitteln. Sie enthalten 1,5–2,5% Coffein.

5. *Familie:* **Malvaceae** (1500), Malvengewächse. Vorwiegend krautige Pflanzen, deren Blüten (oft mit Außenkelch! – Abb. 101) durch die zahlreichen, mit ihren

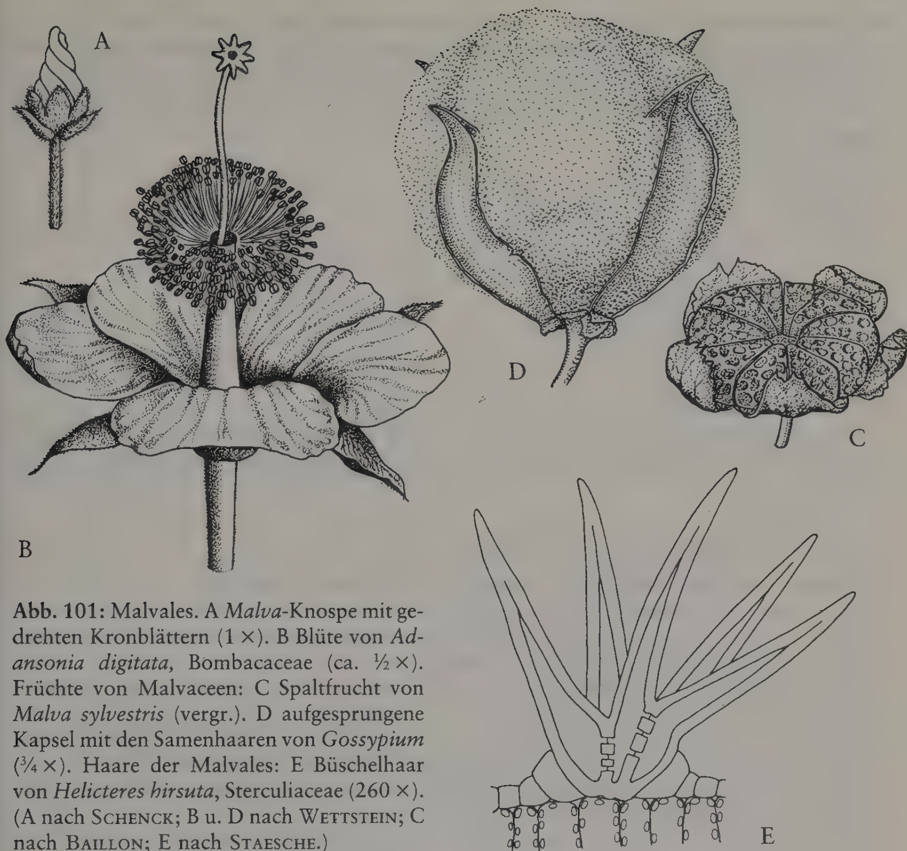


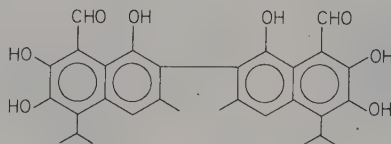
Abb. 101: Malvales. A *Malva*-Knospe mit gedrehten Kronblättern (1 ×). B Blüte von *Adansonia digitata,* Bombacaceae (ca. ½ ×). Früchte von Malvaceen: C Spaltfrucht von *Malva sylvestris* (vergr.). D aufgesprungene Kapsel mit den Samenhaaren von *Gossypium* (¾ ×). Haare der Malvales: E Büschelhaar von *Helicteres hirsuta*, Sterculiaceae (260 ×). (A nach SCHENCK; B u. D nach WETTSTEIN; C nach BAILLON; E nach STAESCHE.)

Filamenten zu einer Röhre verwachsenen monothezischen Staubfäden charakterisiert sind. Die Fruchtknoten setzen sich aus manchmal bis zu 50 Fruchtblättern zusammen und entwickeln sich entweder zu typischen Spaltfrüchten mit 1-samigen Teilfrüchten (so z. B. bei *Malva* und *Althaea*) oder vielsamigen Kapselfrüchten wie bei der Baumwolle (*Gossypium,* vgl. Abb. 101) oder bei *Hibiscus*.

Vertreter dieser Familie haben wegen der schon erwähnten Schleime als «einhüllende» Drogen (Mucilaginosa) pharmazeutisches Interesse. *Althaea officinalis,* der Eibisch, liefert die getrocknete, meist geschälte Wurzel und die Blüten als Drogen. Weitere Schleimdrogen sind die Blätter und Blüten von *Malva sylvestris* und die Blüten von *Alcea rosea,* der Stockrose.

Wirtschaftlich von ungleich größerer Bedeutung ist die Baumwollpflanze, die seit ältesten Zeiten in Kultur ist. Ihre strauchförmigen oder 1-jährigen Kulturformen sind durch Kreuzung und Polyploidisierung aus asiatisch-afrikanischen Arten (*Gossypium arboreum* und *G. herbaceum* mit $2n = 26$) und amerikanischen Arten (*G. vitifolium* = *G. barbadense* sowie *G. hirsutum* mit $2n = 52$ Chromosomen) entstanden. Die Baumwolle besteht aus den bis 6 cm langen, einzelligen Haaren der Samenschale, die nach Reinigung und Aufbereitung versponnen werden können. Entfettete und gereinigte Baumwolle ist «Gossypium depuratum», die Verbandwatte. Das Samenöl («Cottonöl») ist für die Margarineherstellung von Bedeutung; seine Verwendung erfordert die vorhe-

rige Entfernung des «Gossypols», eines in Exkreträumen lokalisierten Gemisches toxischer Polyphenole; die abgebildete Formel entspricht dem sog. «gelben Gossypol». Gossypol hemmt die Lactodehydrogenase X (einen Cofaktor?), die für den Stoffwechsel der Spermien und die Spermiogenese von Bedeutung ist und wird daher als «Pille für den Mann» propagiert.



Gossypol

Die rotgefärbten Kelche und Aussenkelche von *Hibiscus sabdariffa* werden wegen ihres säuerlichen Geschmacks (Hibiscussäure) gern zur Bereitung von Erfrischungsgetränken verwendet.

Arznei- und Nutzpflanzen der Malvales

Tiliaceae. *Tilia cordata* Mill. u. *T. platyphyllos* Scop. (Flores Tiliae).

Dipterocarpaceae. *Shorea wiesneri* Schiffn. (Dammar-Harz).

Bombacaceae. *Adansonia digitata* L. (Affenbrotbaum, Baobab), *Ceiba pentandra* (L.) Gaertn. (Kapok), *Durio zibethinus* Murr. (Durianfrüchte).

Sterculiaceae. *Cola*-Arten (Semen Colae, Extr., Kolanüsse), *Theobroma cacao* L. (Oleum, Semen, Testa Cacao; Kakao; Theobromin).

Malvaceae. *Alcea rosea* L. (Flores Malvae arboreae), *Althaea officinalis* L. (Folia, Radix Althaeae), *Gossypium*-Arten (Gossypium depuratum, Lanugo gossypii absorbens: Verbandwatte; Baumwolle), *Hibiscus sabdariffa* L. (Flores Hibisci; «Malventee»), *Malva neglecta* Wallr. und *M. sylvestris* L. (Flores, Folia Malvae).

7. Ordnung: Urticales

Bei den Urticales sind die Blüten eingeschlechtig und deutlich vereinfacht (Abb. 103 A, B). Die perigonartigen Blütenhüllblätter sind klein und unauffällig. Windbestäubung überwiegt. Im oberständigen Fruchtknoten wird nur eine crassinucellate Samenanlage mit zwei Integumenten gebildet. Die Endospermbildung ist durchgehend nukleär.

Gerbstoffe und ihre Bausteine spielen in dieser Ordnung keine große Rolle. Gallussäure und Ellagsäure fehlen praktisch ganz. Hervorzuheben ist aber die für die Ordnung bezeichnende Mineralisierungstendenz. Calciumoxalat (Drusen, Einzelkristalle) und Kieselsäure finden sich reichlich, insbesondere in Blattzellen; Calciumcarbonat in den Cystolithen der Epidermis.

Verbreitet kommen saure Schleime vor, und zwar in Schleimzellen, die z. T. zu lysigenen Schleimhöhlen oder -gängen verschmelzen können. Ihr Vorkommen begründet u. a. die Einordnung der Urticales bei den Malvanae ebenso wie das Vorkommen von Milchsaftschläuchen (bei manchen Urticaceen). Die aromatischen Sesquiterpene des Ulmenholzes (Cadalinderivate) ähneln bestimmten Sterculiaceen-Chinonen.

Die Urticales gliedern sich in die folgenden 4 Familien:

1. *Familie:* **Ulmaceae** (150) mit den einheimischen windblütigen Ulmen (Rüstern) *Ulmus glabra* (Bergulme), *U. minor* agg. (Feldulme) und *U. laevis* (Flatterulme). Ihre wechselständig angeordne-

ten Blätter sind leicht asymmetrisch, ihre zwittrigen Blüten stehen büschelig, das Perikarp ist geflügelt («Flügelnüsse»); Abb. 102. Steinfrüchte trägt der südosteuropäische Zürgelbaum (*Celtis australis*).

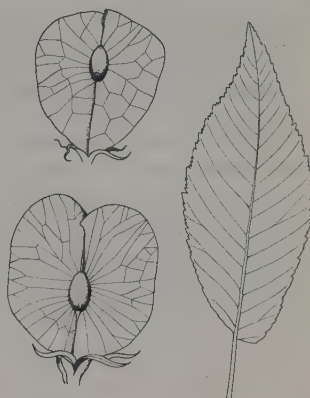


Abb. 102: Ulmaceae. Früchte der Feldulme *Ulmus minor* (oben) und der Bergulme *U. glabra* (etw. vergr.; nach RAUH, etw. veränd.); Blatt von *Ulmus minor* (ca. ½ ×).

2. *Familie:* **Moraceae** (1500). Auch diese Familie enthält nur Holzpflanzen, die Milchsaft in ungegliederten Milchröhren führen. Der ostasiatische weiße Maulbeerbaum (*Morus alba*) wird u. a. im Mittelmeergebiet (Po-Ebene) viel kultiviert; seine Blätter dienen Seidenraupen als Nahrung. Verschiedentlich kommen Fruchtstände vor (Abb. 103 C, D):

a) Die Früchte werden durch fleischig gewordene Perianthblätter zu Fruchtständen verbunden: «Maulbeeren» des Maulbeerbaumes (*Morus*) und Fruchtgebilde des indomalaischen Brotfruchtbaumes (*Artocarpus*). Beide sind eßbar.
b) Die Früchte sind in einem krugförmigen Achsenorgan vereinigt: Fruchtstände des mediterranen Feigenbaumes (*Ficus carica*) und anderer *Ficus*-Arten. Bei der in Warmhäusern viel kultivierten *Dorstenia* liegen die Einzelfrüchte noch frei auf einem flachen Achsenorgan. Die Eßfeigen (*Ficus carica* var. *domestica*) entstehen bei einigen Rassen parthenogenetisch; bei anderen Rassen, die nur ♀ Blüten ausbilden, sind sie auf die Bestäubung durch Gallwespen aus ♂ Blüten der Bocksfeige (*F. carica* var. *caprificus*) angewiesen.

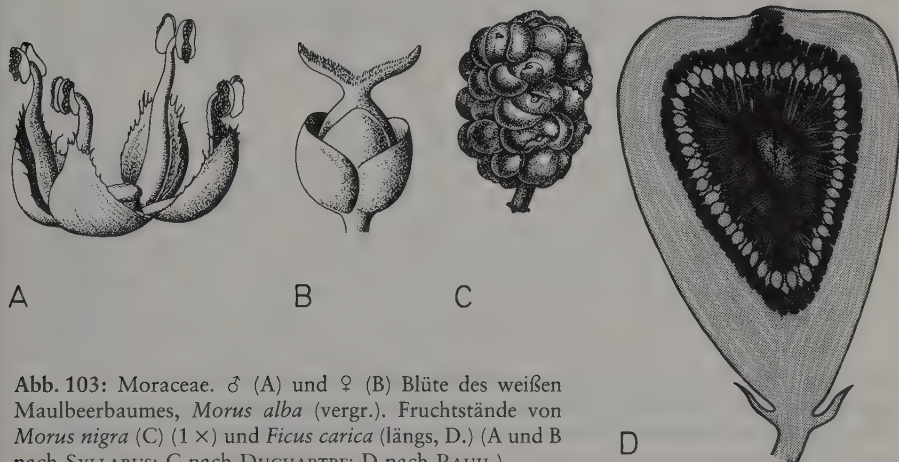


Abb. 103: Moraceae. ♂ (A) und ♀ (B) Blüte des weißen Maulbeerbaumes, *Morus alba* (vergr.). Fruchtstände von *Morus nigra* (C) (1 ×) und *Ficus carica* (längs, D.) (A und B nach SYLLABUS; C nach DUCHARTRE; D nach RAUH.)

Die Milchsäfte («Latex») der Moraceae enthalten feinemulgierte Polyisoprene, die z. B. bei der mittelamerikanischen Gattung *Castilloa elastica* (Carthagena-Kautschuk) und dem ostindischen Gummibaum *Ficus elastica* (Assam-Kautschuk) in begrenztem Maßstab zur Kautschukgewinnung herangezogen wurden. Der Proteinanteil des Latex kann manchmal zu >20% aus papainartigen Proteinasen bestehen (z. B. das Ficin von *Ficus carica*).

Die Toxizität mancher Milchsäfte (die SO-asiatische *Antiaris toxicaria* liefert das «Ipo»-Pfeilgift) beruht auf dem Gehalt an Cardenoliden.

Die technische Verwendung von Moraceen-Hölzern beruht z. T. auf dem Vorkommen insekticider und fungicider Verbindungen (Benzophenone, Xanthone, Stilbene). Verbreitet kommt das als Nachweisreagenz für Aluminium dienende Pentahydroxyflavon Morin vor.

3. *Familie:* **Cannabaceae** (3). Sie ähneln den Moraceae in vielen Merkmalen, sind aber krautig; den im Phloem liegenden Milchsaftschläuchen fehlt der typische Latex. Für die Epidermiszellen sind verkieselte Wände charakteristisch. Die mitunter retortenartig erweiterten Haarzellen führen Cystolithen (Abb. 104 A). Die beiden einzigen Gattungen *Cannabis* und *Humulus* besitzen anemogame, eingeschlechtige Blüten mit 5-blättrigem, unscheinbarem oder fehlendem Perianth.

Interessant sind die Exkrete, die in den mehrzelligen, z. T. gestielten Drüsenschuppen besonders im ♀ floralen Bereich gebildet und in den Raum zwischen Epidermisaußenwand und abgehobener Kutikula abgeschieden werden (vgl. Abb. 104 B). Der Harzfraktion dieser Exkrete gehören die bekannten Wirkstoffe von Hanf und Hopfen an, bei denen isoprenoide Reste mit Phenolen kombiniert sind.

Cannabis sativa, der Hanf, ist eine einjährige, aus den Steppengebieten Asiens stammende, alte Kulturpflanze, die in nördlich-temperierten Klimaregionen vorwiegend auf erwünschte Faser- (und nebenbei auch auf Samenöl-) Eigenschaften (*Cannabis sativa* subsp. *sativa*), im südlichen Asien vor allem auf Rauschgift-Eigenschaften (*C. sativa* subsp. *indica*) selektioniert wurde.

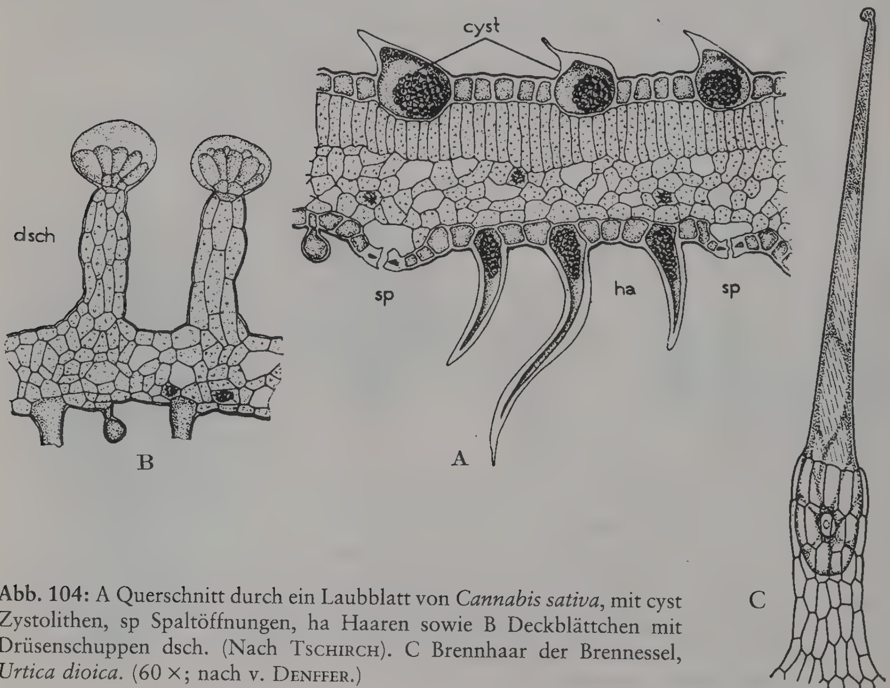
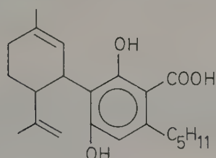


Abb. 104: A Querschnitt durch ein Laubblatt von *Cannabis sativa*, mit cyst Zystolithen, sp Spaltöffnungen, ha Haaren sowie B Deckblättchen mit Drüsenschuppen dsch. (Nach Tschirch). C Brennhaar der Brennessel, *Urtica dioica*. (60 ×; nach v. Denffer.)

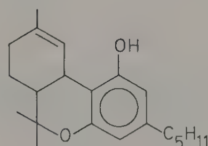
Die durch einen Rösteprozeß gewonnene technische Faser (= Sklerenchymstränge) kann je nach Sproßlänge bis zu 2 m lang sein. Sie ist wenig elastisch, aber hochgradig reißfest und eignet sich besonders zur Herstellung von Seilen, Netzen u. ä.

Für die Rauschgiftgewinnung werden die ♀ Blütenstände verwendet, deren unscheinbare Blüten, zu Scheinähren vereinigt, zu zweit in den Achseln kleiner Laubblätter stehen. Mit Haschisch bezeichnet man das Harz, mit Marihuana die getrockneten und zerkleinerten Spitzen der ♀ Pflanzen.

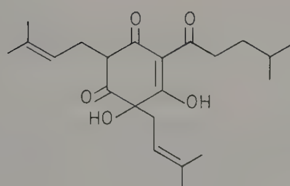
Als rauscherzeugende Wirkstoffe, deren Menge nach neueren Untersuchungen in erster Linie genetisch bedingt ist, aber auch von externen Faktoren wie der Dauer der Vegetationsperiode, Licht, Wärme u. ä. abhängt, sieht man ein Gemisch isomerer Tetrahydrocannabinole an, von denen das Δ 9-Tetrahydrocannabinol (THC) als die eigentlich wirksame Verbindung gilt. Das sedative und antibiotische Prinzip dürfte indessen die Cannabidiolsäure sein. Der charakteristische Haschischgeruch, auf den Suchhunde dressiert werden können, ist auf Caryophyllenepoxid, einen Bestandteil des ätherischen Öls zurückzuführen.



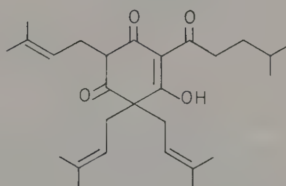
Cannabidiolsäure



Δ9-Tetrahydrocannabinol



Humulon

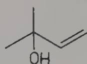


Lupulon

Humulus lupulus, der Hopfen, ist eine ausdauernde (rechts-)windende Staude unserer Erlen- und Auenwälder. Hopfenkulturen, durch vegetative Vermehrung ♀ Pflanzen angelegt, dienen der Gewinnung der für die Bierbrauerei als bitter-aromatisierender und konservierender Zusatz wichtigen «Hopfendolden». Diese zapfenförmigen Fruchtstände entwickeln sich aus den dichtblütigen Scheinähren der ♀ Blütenstände, wobei sich vor allem die Deckblätter zur Fruchtzeit stark vergrößern. Die exkrethaltigen Drüsenschuppen befinden sich besonders am Grunde der Deckblätter und können von dort als rötliches Pulver (Lupulin) abgesiebt werden.

Die mutmaßliche antibiotische und oestrogene sowie die bitter-sedative Wirkung, deretwegen Hopfenextrakte auch heute noch in Arzneispezialitäten zu finden sind, hat man vielfach den Bitterstoffen der Humulon- und Lupulon-Reihe zugeschrieben. Neuerdings wurde die sedative Wirkung von 2-Methyl-3-buten-2-ol nachgewiesen, einer leicht

flüchtigen Komponente des Hopfens, die beim Abbau der leicht oxidablen Hopfenbittersäuren gebildet werden kann.



2-Methyl-3-buten-ol

4. *Familie:* **Urticaceae** (700). Hierzu gehören meist krautige Pflanzen, die sich von den übrigen Urticales z. B. durch die atrope (sonst anatrope!), basal stehende (sonst meist hängende!) Samenanlage und das verschiedentliche Vorkommen von Brennhaaren unterscheiden. Die in einen vielzelligen Sockel eingesenkten Brennhaarzellen der «Brennesseln» (vgl. Abb. 104 C) enthalten Acetylcholin, Histamin und auch Serotonin als Komponenten, die für die auffälligen Hautreizwirkungen verantwortlich sind.

Als Droge und zur Gewinnung von Chlorophyll im technischen Maßstab dient das Kraut von *Urtica urens* und *U. dioica*. Faserpflanzen sind *Urtica dioica* («Nessel») und die asiatische *Boehmeria nivea* («Ramie-Faser»).

Arznei- und Nutzpflanzen der Urticales

Ulmaceae. *Ulmus*-Arten («Rüster»-Holz).

Moraceae. *Ficus carica* L. (Caricae; Feigen; Ficin), *Morus alba* L. (Seidenraupen-Futterpflanze).

Cannabaceae. *Cannabis sativa* L. (Herba Cannabis, Haschisch; Hanf), *Humulus lupulus* L. (Glandulae und Strobuli Lupuli, Extr., «Hopfen»).

Urticaceae. *Urtica*-Arten (Herba, Radix, «Semen» Urticae), *Boehmeria nivea* (L.) GAUDICH. (Ramie-Faser).

8. Ordnung: Euphorbiales

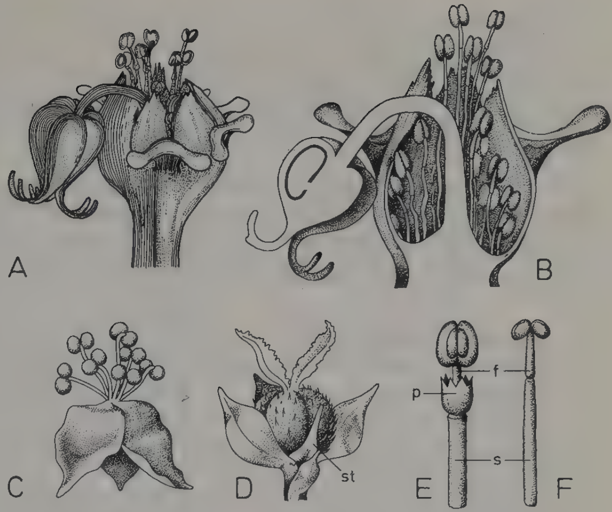
Die Euphorbiales sind gekennzeichnet durch einen oberständigen, meist dreifächrigen Fruchtknoten, der bei der Reife häufig in 3 Teilfrüchte («Tricoccae» = alter Name der Euphorbiales) zerfällt. Ihre Blüten sind unscheinbar und meist getrenntgeschlechtig.

Wenngleich die Euphorbiales heute in engerer Beziehung zu den Malvales und Urticales gesehen werden, ist ihre Stellung innerhalb der Dilleniidae keineswegs gesichert. Homologe Lektine bei Fabaceen und Euphorbiaceen und das Vorkommen von bestimmten Blattlausarten (*Aphis, Acyrthosiphon*) einzig auf Wirtspflanzen dieser beiden Familien sollen nur die alternative Einordnung innerhalb der Rosidae andeuten.

1. *Familie:* **Buxaceae** (60). Aus Vertretern der Familie wurden Pseudoalkaloide (z. T. Pregnanderivate, teilweise mit charakteristischem Cyclopropanring) isoliert, die auch für die Giftigkeit des mediterran-atlantischen Buchsbaums, *Buxus sempervirens*, verantwortlich sind. Viel angepflanzt als Bodendecker für schattige Standorte wird *Pachysandra*. An Bedeutung gewinnt in jüngster Zeit eine in ariden Gebieten wachsende Buxacee, *Simmondsia chinensis*. Aus ihren Samen wird Jojobaöl gepreßt, das ausschließlich aus langkettigen Wachsestern (C 38 bis C 44) besteht und als Ersatz für das – nicht mehr zur Verfügung stehende – Spermacetöl des Pottwals dienen kann.

2. *Familie:* **Euphorbiaceae** (7500), Wolfsmilchgewächse. Eine vorwiegend tropische Familie, deren stammsukkulente Vertreter der Trockengebiete Afrikas den Kakteen Amerikas ähneln (Konvergenz!), sich von diesen aber u. a. durch ihre Nebenblattdornpaare unterscheiden. Die Blüten sind sehr mannigfaltig. Ein doppeltes Perianth und Reste des anderen Geschlechtes findet man noch bei *Jatropha curcas* und vielen *Croton*-Arten. Einfaches Perianth besitzen die einheimischen Bingelkräuter (*Mercurialis*, Abb. 105). Ähnlich, aber mit verzweigten Staubblättern, sind die Blüten von *Ricinus*

Abb. 105: Blüten der Euphorbiaceae. A B *Euphorbia*-Cyathium total und längs. C D ♂ und ♀ Blüte von *Mercurialis annua* (st Staminodien). E ♂ Einzelblüte von *Anthostema senegalense* mit Perigon (p). F ♂ Einzelblüte von *Euphorbia platyphyllos* mit Blütenstiel (s) und Filament (f). (Alle Abb. vergr.; A–B, E nach BAILLON, C–D nach WETTSTEIN, veränd., F nach PAX.)



communis, einem Baum des tropischen Afrika, der bei uns als einjähriges Kraut gedeiht. Stark reduzierte und zu Pseudanthien («Cyathien») vereinigte Blüten haben die *Euphorbia*-Arten.

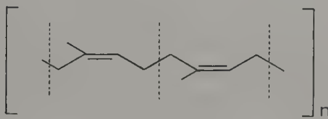
Diese Einzelblüten gleichenden Cyathien (Abb. 105) bestehen aus einer Vielzahl von auf je 1 Staubblatt reduzierten ♂ Blüten und einer ebenfalls perianthlosen ♀ Gipfelblüte. Die Deutung der Euphorbieninfloreszenzen als Pseudanthien gründet sich u. a. auf die Einschnürung, die an jedem Staubblatt das Filament vom Blütenstiel trennt; an dieser Stelle findet man bei der Gattung *Anthostema* noch ein einfaches Perianth (Abb. 105 E). Die Scheinblüten werden perianthartig von 5 Hochblättern umschlossen, zwischen denen elliptische oder halbmondförmige Nektardrüsen sitzen.

Chemische Eigenschaften:

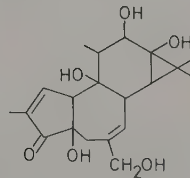
Viele Euphorbiaceen führen Milchsaft- oder/und Gerbstoffschläuche.

Wichtigster Bestandteil des Milchsaftes ist das Polyisopren Kautschuk. Er ist besonders für die Unterfamilie der Crotonoideae bezeichnend, wozu neben den *Euphorbia*-Arten auch *Hevea brasiliensis,* der wichtigste Lieferant natürlichen Kautschuks (des sog. Parakautschuks) gehört. Die Milchsäfte enthalten abweichend geformte (knochenförmige) Reservestärke.

Kautschuk und andere Terpenoide des Milchsaftes von *Euphorbia*-Arten (*E. tirucalli, E. lathyris*) werden neuerdings versuchsweise zur Kraftstoffgewinnung herangezogen. Die niedermolekularen Olefine gewinnt man durch «Cracken» bei hohen Temperaturen.



Kautschuk
(Grundeinheit)



Phorbol

Vielfach kommen Alkaloide vor. Es überrascht, daß die wenigen, bisher eindeutig identifizierten Verbindungen keinem einheitlichen Bautyp angehören.

Cyanogene Verbindungen scheinen verbreitet zu sein. Bisher isoliert wurden Linamarin und Taxiphyllin. Wegen des Gehalts an Linamarin sind z. B. die stärkereichen Wurzelknollen von *Manihot esculenta* (Maniok, Cassava), die in tropischen Gebieten als Nahrungsmittel von erheblicher Bedeutung sind, in rohem Zustand nicht genießbar.

Die Samen sind in der Regel stärkefrei, aber reich an fetten Ölen. Beim Ricinusöl (Oleum Ricini) stellt die Ricinolsäure (12-Hydroxyderivat der Ölsäure) mit 91–95% den Hauptanteil der Gesamtfettsäuren. Sie ist auch für die abführende Wirkung verantwortlich (nach Verseifung des Öles durch Lipasen im Dünndarm). Die gefährlich-

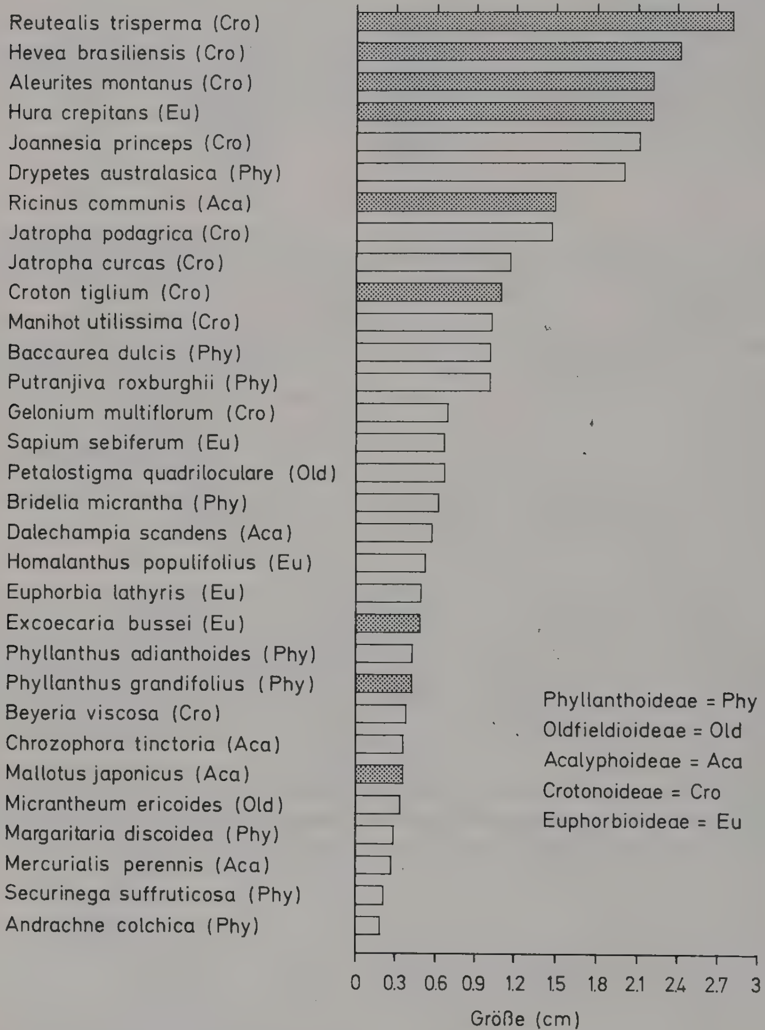


Abb. 106 Ricin-haltige Euphorbiaceen-Arten (schraffiert) und die Größe der Samen (größter ∅). für die 31 untersuchten Arten ist die Zugehörigkeit zu einer der fünf Unterfamilien in Klammern angegeben. Orig. Chr. VOGEL.

drastische Abführwirkung des Crotonöls (aus *Croton tiglium*) geht dagegen nicht auf Fettsäuren, sondern auf harzartige Wirkstoffe zurück. Aus dem Crotonöl isolierte Substanzen mit stark hautreizenden und cocarcinogenen Wirkungen sind Diester eines tetrazyklischen Diterpenalkohols, des Phorbols (Tiglian-Grundgerüst), mit verschiedenen Fettsäuren. Toxische Diterpenester ähnlicher Struktur, die sich von den Grundgerüsten des Ingenans und Daphnans ableiten, kommen auch in den Latices oder Samenölen anderer Euphorbiaceen (insbesondere Crotonoideae und Euphorbioideae) vor.

Neben gewöhnlichen Samen-Reserveproteinen können Euphorbiaceen-Samen auch hochtoxische Polypeptide (vgl. auch → Fabaceae) enthalten, wie das Curcin von *Jatropha curcas*, einer tropischen Ölpflanze, das Hurin von *Hura crepitans* und das Ricin von *Ricinus communis*, das bereits in reiner Form isoliert wurde.

Ricin besitzt ein MG von ~60 000 und besteht aus 2 Polypeptidketten, die durch eine Disulfidbrücke miteinander verbunden sind. Während die B-Kette über eine spezifische Bindungsfähigkeit gegen galaktosehaltige Rezeptoren verfügt, ist die A-Kette das eigentlich toxische Prinzip, das nach dem Eindringen in die Zelle die Proteinsynthese am Ribosom (Angriffspunkt: die 60 S-Untereinheit) verhindert. Allerdings ist die A-Kette allein nicht toxisch und kann erst in Kombination mit der B-Kette das Zytoplasma durchdringen. Begleitet wird das Ricin von einem agglutinierenden, nichttoxischen Protein vom MG 120 000. Wenige Samen (die zur Aufzucht von Zier-Ricinus = «Palma Christi» in Samenhandlungen erhältlich sind) können für Kinder bereits tödlich wirken!

Das Vorkommen von Ricin und Ricin-homologen Proteinen (festgestellt durch serologische Kreuzreaktionen, Abb. 106) bei Euphorbiaceen folgt offensichtlich nicht den infragenerischen Verwandtschaftsstrukturen. Dadurch, daß insbesondere großsamige Arten betroffen sind, liegt die Vermutung nahe, daß gerade bei diesen Arten mit den besonders gefährdeten großen (und damit auch wenigen) Samen infolge eines relativ starken Selektionsdruckes durch fressende Samenkäfer die evolutive Bildung der toxischen Ricine bzw. deren Akkumulation mehrfach und unabhängig voneinander erfolgt ist.

Ricinusöl für medizinische Anwendung wird kalt gepreßt und anschließend noch einer Hitzebehandlung unterzogen (Denaturierung des Ricins!).

Arznei- und Nutzpflanzen der Euphorbiales

Euphorbiaceae. *Aleurites*-Arten («Tungöl»), *Croton eluteria* Benn. (Cortex Cascarillae), *C. tiglium* L. (Oleum Crotonis; Phorbolester), *Hevea brasiliensis* (H. B. K.) Muell. Arg u. a. Euphorbiaceen (Kautschuk), *Mallotus philippinensis* Muell. arg. (Kamala), *Manihot esculenta* Crantz (Maniok-Knollen, «Tapioka»), *Ricinus communis* L. (Oleum Ricini; Lipasen).

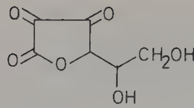
Unlängst hat sich neben pollenmorphologischen Gesichtspunkten ein weiteres gewichtiges Argument für den schon oft vermuteten Anschluß der **Thymelaeaceae** (650) (**9. Ordnung: Thymelaeales**) an die Euphorbiaceae ergeben: der Nachweis von hautreizenden und cocarcinogenen Diterpenestern in *Daphne*- (z. B. *Daphne mezereum*, dem Seidelbast), *Gnidia*-, *Lasiosiphon*- und *Pimelea*-Arten. Die in diesen Gattungen aufgefundenen Verbindungen sind Derivate des Daphnans (Mezerein, Daphnetoxin), wie sie auch in Euphorbiaceen vorkommen.

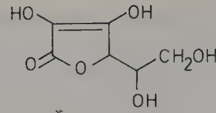
Unsicher ist insbesondere die Stellung der

10. Ordnung: Elaeagnales mit den **Elaeagnaceae** (65).

Pflanzen mit Schuppen- und Sternhaaren; Wurzeln mit Wurzelknöllchen (Actinomyceten-Symbiose). *Elaeagnus*-Arten (Ölweide) werden viel als Zierhölzer verwendet. Einheimisch auf Küstendünen und Flußschottern der Sanddorn *Hippophaë rhamnoides*. Seine Früchte, besonders der Pflanzen auf den alpinen Flußschottern, sind sehr reich an Ascorbinsäure.

Nutzpflanze: *Hippophaë rhamnoides* L. (Sanddornbeeren, -saft).





Dehydroascorbinsäure Ascorbinsäure

Zu den **Theanae** vereinigen wir die Theales, Ebenales und Primulales. Sie führen reichlich Gerbstoffe und/oder Saponine und sind ebenso wie die Malvanae durch meist zentralwinkelständige Samenanlagen in coenokarpen Fruchtknoten charakterisiert. Die Samenanlagen sind meist bitegmisch und tenuinucellat, eine im übrigen sehr ungewöhnliche Merkmalskombination. Die Endospermbildung ist durchweg nukleär (Ausnahme: Styracaceae). Die Blätter sind einfach, d. h. ungeteilt.

11. Ordnung: Theales

Die Theales mit z. T. ursprünglichen Merkmalen (z. B. leiterförmig durchbrochenen Perforationsplatten zwischen den Gefäßen im Holz) schließen eng an die Dilleniales an, denen sie bis auf deren Chorikarpie stark ähneln. Ihr Androeceum ist sekundär in zentrifugaler Entwicklungsfolge vermehrt.

Die Theales sind reich an Gerbstoffen, wobei kondensierte Gerbstoffe und deren Bausteine (Procyanidine und Catechine) weit verbreitet sind. Aber auch Ellagi- und Gallo-Tannine sind nicht selten, insbesondere bei den Theaceae.

1. *Familie:* **Theaceae** (600). Hier finden sich sogar noch Vertreter mit schraubiger Blütenhülle. Die Pflanzen sind gerbstoffreich und akkumulieren bemerkenswert viel Fluoride. Die Tee-Blätter gehören zu den fluorreichsten, vom Menschen genutzten pflanzlichen Produkten; ältere Blätter können bis 1530 ppm Fluor enthalten.

Der wichtigste Vertreter ist der Teestrauch *Camellia sinensis* (= *Thea sinensis*, Abb. 107), ein Verwandter der Kamelie *Camellia japonica*. Nur die erste Art enthält die im Tee wegen ihrer ZNS-anregenden Wirkung erwünschten Purinbasen Coffein (2,5–4%), Theobromin und Theophyllin (letztere in geringen Mengen), wobei der hohe Coffeingehalt eine Folge der jahrhundertelangen Selektion durch den Menschen sein dürfte. Heutige Wildvorkommen sind zweifelhaft (evtl. am Fuße des Himalaya). Hauptanbaugebiete der verschiedenen Zuchtvarietäten sind Indien, Ceylon, China, Japan und Java. Während durch schnelles Trocknen nach dem Pflücken der Blätter «grüner Tee» entsteht, werden bei der Bereitung des «schwarzen Tees» phenolische Inhaltsstoffe, insbesondere Catechine und deren Gallussäureester, durch die Tätigkeit blatteigener Enzyme (Phenoloxidasen) verändert. Die bei dieser «Fermentation» sich abspielenden Vorgänge sind auch Ursache für die Entstehung der typischen Aromastoffe und die dunkle Farbe des schwarzen Tees.

2. *Familie:* **Clusiaceae** (inkl. **Hypericaceae**; 900).

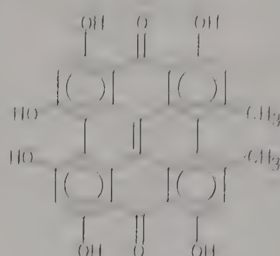
Auch bei den Clusiaceae ist die Zahl der Staubblätter häufig sekundär vermehrt. Als Folge kann man bei manchen *Hypericum*-Arten entsprechende Büschel von Stamina beobachten (Abb. 107).

Die als synonym verstandene Familienbezeichnung «Guttiferae» drückt zugleich das wichtigste Familienmerkmal aus, nämlich das Vorkommen von Latices, Balsamen und exkretgefüllten Gewebslücken. In vielerlei Beziehung hebt sich die Gattung *Hypericum* von den anderen ab: Einzige Gattung mit krautigen und außertropischen Vertretern. Ihre schizogenen, kugeligen Exkretbehälter enthalten vorwiegend ätherisches Öl, die Exkrete der Gewebslücken (besonders in Blütenblättern) rote, photosensibilisierend



Abb. 107: Theales. A–C *Camellia sinensis* (Theaceae). A blühender Zweig; B Blüte längs; C Frucht. D–E *Hypericum maculatum* (Hypericaceae). D Pflanze; E Blütendiagramm. (nach Johnsen aus Larsen).

wirkende Pigmente, deren Hauptvertreter das Naphthodianthron Hypericin ist. Hypericin-Vorkommen ist auf bestimmte Sektionen (hierzu u. a. *Hypericum perforatum*, das Tüpfel-Johanniskraut, und fast alle anderen einheimischen Arten) beschränkt und ist gekoppelt mit dem Vorkommen von Flavonoiden wie Rutin, Quercitrin und Hyperosid (= Quercetin-3-galaktosid).



Hypericin

Hypericinhaltige Extrakte werden therapeutisch bei leichteren Formen neurotischer Depressionen eingesetzt, die Verwendung des Johanniskrautöls (Auszug aus dem blühenden Kraut mit Oliven- oder Weizenkeimöl) als Wundheil- und Einreibungsmittel beruht dagegen auf dem Gehalt an Gerbstoffen.

In Malaysia ist die baumförmige Mangostane (*Garcinia mangostana*) heimisch. In ihren tomatengroßen, purpurbraunen Beerenfrüchten sind 5–7 Samen enthalten, deren mächtiger Arillus («Samenmantel») eßbar ist.

Extrakte von *Haronga madagascariensis* sind wegen ihrer pankreotropen Wirkungen auch Bestandteil des europäischen Arzneischatzes.

Arznei- und Nutzpflanzen der Theales

Theaceae. *Camellia sinensis* (L.) O. Kuntze (Folia Theae, schwarzer und grüner «Tee»).

Clusiaceae. *Garcinia hanburyi* Hook. f. (Gutti), *G. mangostana* L. (Mangostane-Frucht), *Haronga madagascariensis* Choisy (Extr.), *Hypericum perforatum* L. (Herba, Oleum Hyperici).

12. Ordnung: Ebenales

Die Ebenales sind eine heterogen zusammengesetzte Ordnung mit tropisch-subtropischen Holzpflanzen. Sie führen zum Teil ähnliche Milchsäfte wie die Celastraceen.

Wir erwähnen nur folgende Familien:

Sapotaceae (800), mit Milchsaftröhren. Aus den Milchsaftcoagula werden die kautschukartigen Handelsprodukte Guttapercha (Polyisopren mit trans-Verknüpfung; vorwiegend aus *Palaquium*-Arten Indonesiens und der Philippinen), Balata (hauptsächlich aus *Manilkara*-Arten Mittel- und Südamerikas) und Chicle (aus *Manilkara zapota*, Mittelamerika; liefert die Grundmasse des Kaugummis) hergestellt.

Styracaceae (150). *Styrax*-Arten lagern aromatische, harzige Exkrete in schizolysigenen Räumen ab bzw. bilden sie vermehrt nach Verwundung: Benzoeharze, deren bekannteste die Siambenzoe (von *St. tonkinensis*) und Sumatrabenzoe (von *St. benzoin* und *St. paralleloneurus*) sind.

Das durch Gerbstoffe und Naphthochinonderivate dunkel gefärbte und sehr widerstandsfähige Ebenholz stammt von *Diospyros*-Arten (**Ebenaceae**).

Arznei- und Nutzpflanzen der Ebenales

Sapotaceae. Aus den Samen von *Argania sideroxylon* Roem. (Marokko) und *Vitellaria paradoxa* Gaertn. (Sudan) werden Fette gewonnen. *Manilkara zapota* (L.) Van Royen (Chicle-Gum), weitere *Manilkara*-Arten (Balata), *Palaquium*-Arten (Guttapercha).

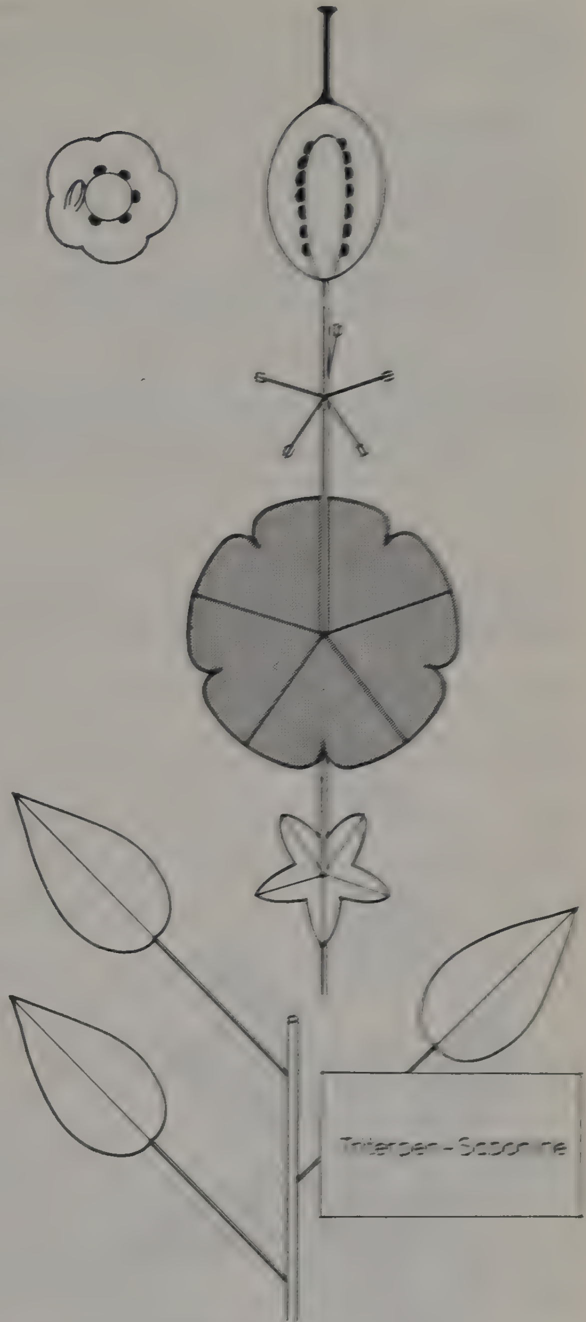
G: einfächeriger, aus mehreren (5) Fruchtblättern verwachsener, parakarper Fruchtknoten, oberständig. Nur ein Griffel. Meist viele ± bitegmische und tenuinucellate Samenanlagen an zentraler Plazentasäule.
Die Samen enthalten Reservezellulose statt Stärke («Amyloid»). Kapselfrüchte bei Primulaceae, sonst Steinfrüchte oder Beeren.

A: durch Ausfall (evtl. Staminoiden) des äußeren Kreises nur 1, meist 5-zähliger Staubblattkreis. Mitunter Filamente am Grunde mit den Petalen (Kronröhre) verwachsen.

C: meist 5, verwachsen, häufig eine Kronröhre bildend.

K: meist 5, ± verwachsen.

Bl: meist wechselständig, oft ungeteilt, ohne Nebenblätter.



Bauplan der Primulales

Styracaceae. *Styrax tonkinensis* (PIERRE) CRAIB ex HARTWICH (Benzoe tonkinensis, Siam-Benzoe), *Styrax benzoin* DRYAND, *St. paralleloneurus* PERKIN (Sumatra-Benzoe).

Ebenaceae. *Dyospyros ebenum* J. G. KÖNIG u. a. Arten (Ebenholz), *D. kaki* L. f. (Kakipflaume).

13. Ordnung: Primulales

Im Mittelpunkt der Ordnung steht die Familie der **Primulaceae** (800), Primelgewächse, mit vorwiegend krautigen Pflanzen temperierter Klimazonen. Die charakteristische Merkmalskombination ist:

- Kronblätter ± verwachsen
- äußerer Staubblattkreis reduziert (staminodial)
- Fruchtblätter einschließlich der Griffel verwachsen
- tenuinucellate Samenanlagen mit 2 Integumenten, an zentraler Plazentasäule
- Triterpensaponine.

Früher wurden die Primulales wegen der übereinstimmenden Plazentation bei den «Centrospermae» nahe den Plumbaginales eingeordnet, zu denen jedoch keine Verwandtschaftsbeziehungen bestehen dürften; auch vergleichend-serologische Untersuchungen haben keinerlei Proteinmerkmalsgemeinsamkeiten zwischen beiden Ordnungen erkennen lassen.

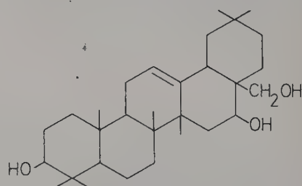
Über den Bauplan unterrichtet die S. 233.

Chemische Eigenschaften:

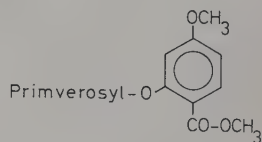
Ganz allgemein kommen in den Primulaceae **Triterpensaponine** vor. Das Hauptaglykon ist oft Primulagenin, ein Sapogenin der Oleanan-Reihe. Als Saponindrogen (Expek-



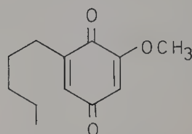
Abb. 108: *Primula veris* (Primulaceae) (½ ×; nach H. WEBER.)



Primulagenin



Primverosid



Primin

torantien!) verwendet man die unterirdischen Organe oder die Blüten von *Primula elatior* und *P. veris*. Giftige Saponine finden sich bei den Alpenveilchen (Gattung *Cyclamen*).

Die Wurzeln vieler Primulaceen enthalten spezifische Duftstoffe, und zwar m- bzw. p-Methoxysalicylsäuremethylester in Verbindung mit der Zuckerkomponente Primverose (Glukose + Xylose). Geruchsauslösung erfolgt nach Spaltung der Glykoside durch das Enzym Primverase (Reiben, Trocknen der Wurzeln).

Die artenreichste Gattung ist *Primula* (Abb. 108). In den Drüsenköpfchen der Primeln kommen entweder Flavon und am A-Ring hydroxylierte Flavone oder – alternierend – das Benzochinonderivat Primin vor; letzteres z. B. bei der viel kultivierten *P. obconica*. Das Primin ist stark hautreizend und giftig. Überempfindlichkeit gegen Primeln ist nicht selten.

Viele *Primula*-Arten und weitere Primulaceen (*Androsace, Soldanella*) wachsen im Hochgebirge, andere an Salzstellen (*Glaux, Samolus*), auf Äckern (*Anagallis*) oder gar im Wasser (*Hottonia palustris,* die Wasserfeder). In Wäldern findet sich eine azidophile Art mit siebenzähligen, weißen Blüten: *Trientalis europaea,* der Siebenstern.

Arzneipflanzen

Primulaceae. *Primula*-Arten (Flores, Radix Primulae).

Literatur Dilleniidae

Behnke, H.-D.: Dilatierte ER-Zisternen, ein mikroskopisches Merkmal der Capparales? Ber. Deutsch. Bot. Ges. 90: 241–251, 1977.

Berg, C. C.: Urticales, their differentiation and systematic position. Plant. Syst. Evol. Suppl. 1: 349–374, 1977.

Evans, F. J. and S. E. Taylor: Pro-inflammatory, tumour-promoting and anti-tumour diterpenes of the plant families Euphorbiaceae and Thymelaeaceae. Progr. Chem. Org. Nat. Prod. 44: 1–90, 1983.

Frohne, D. and J. John: The Primulales: serological contributions to the problem of their systematic position. Biochem. Syst. Ecol. 6: 315–322, 1978.

Gangadhara, M. and J. A. Inamdar: Trichomes and stomata, and their taxonomic significance in the Urticales. Plant. Syst. Evol. 127: 121–137, 1977.

Giannasi, D. E.: Generic relationships in the Ulmaceae based on flavonoid chemistry. Taxon 27: 331–344, 1978.

Gmelin, R. and A. Kjaer: Glucosinolates in the Caricaceae. Phytochemistry 9: 591–593, 1970.

Goetz, J. K. and H. Schraudolf: Two natural indole glucosinolates from Brassicaceae. Phytochemistry 22: 905–907, 1983.

Grosse, W.: Jojoba – ein Öl, das in der Wüste wächst. Biologie i. u. Z. 13: 21–25, 1983.

Gurni, A. A. and K. Kubitzki: Flavonoid chemistry and systematics of the Dilleniaceae. Biochem. Syst. Ecol. 9: 109–114, 1981.

Hoppe, J. und H. Uhlarz: Morphogenese und typologische Interpretation des Cyathiums von *Euphorbia*-Arten. Beitr. Biol. Pflanzen 56: 63–98, 1982.

Jeffrey, C.: A review of the Cucurbitaceae. Bot. J. Linn. Soc. 81: 233–247, 1980.

Jørgensen, L. B.: Myrosin cells and dilated cisternae on the endoplasmic reticulum in the order Capparales. Nord. J. Bot. 1: 433–445, 1981.

John, J. and K.-P. Kolbe: The systematic position of the «Theales» from the viewpoint of serology. Biochem. Syst. Ecol. 8: 241–248, 1980.

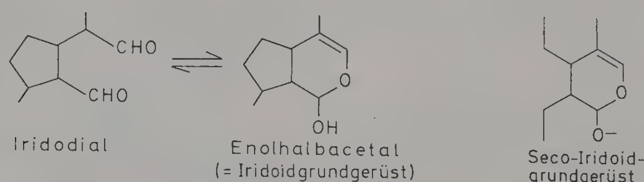
Kolbe, K.-P.: Serologischer Beitrag zur Systematik der Capparales. Bot. Jahrb. Syst. 99: 468–489, 1978.

Kolbe, K.-P. und J. John: Serologische Untersuchungen zur Systematik der Violales. Bot. Jahrb. Syst. 101: 3–15, 1979.

Lange-Malecki, B.: Empfängnisverhütung durch Malvenextrakt? Naturw. Rdsch. 32: 116, 1979.

LAVIE, D. and E. GLOTTER: The Cucurbitans, a group of tetracyclic triterpens. Fortschr. Chem. Org. Naturst. 29: 307–362, 1971.
LUTOMSKI, J., E. SEGIET, K. SZPUNAR und K. GRISSE: Die Bedeutung der Passionsblume in der Heilkunde. Pharmazie i. u. Z. 10: 45–49, 1981.
LUTOMSKI, J. und H. SPEICHERT: Die Brennessel in Heilkunde und Ernährung. Pharmazie i. u. Z. 12: 181–186, 1983.
NAHAS, G. G., W. D. M. PATON and I. E. IDÄNPÄÄN-HEIKKILÄ (eds.): Marihuana: Chemistry, biochemistry and cellular effects. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg, New York, 1976.
RAO, V. S.: The nature of the perianth in *Elaeagnus* on the basis of floral anatomy, with some comments on the systematic position of Elaeagnaceae. J. Ind. Bot. Soc. 53: 156–161, 1974.
ROBBINS, M. P. and J. G. VAUGHAN: Rubisco[1] in the Brassicaceae. In: Proteins and Nucleic Acids in Plant Systematics, JENSEN, U. and D. E. FAIRBROTHERS (eds.). Springer-Verl. Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo. 191–204, 1983.
SMALL, E. and A. CRONQUIST: A practical and natural taxonomy for Cannabis. Taxon 25: 405–435, 1976.
TURNER, C. E., M. A. ELSOHLY and E. G. BOEREN: Constituents of Cannabis sativa L., a review of the natural constituents. J. Nat. Prod. 43: 169–234, 1980.
VAUGHAN, J. G. and J. M. WHITEHOUSE: Seed structure and the taxonomy of the Cruciferae. J. Linn. Soc. Bot. 64: 383–409, 1971.
VAUGHAN, J. G., A. J. MCLEOD and B. M. G. JONES (eds.) The Biology and Chemistry of the Cruciferae. Academic Press, London, New York, 1976.
VENKATA, R. C.: Anatomy of the inflorescence of some Euphorbiaceae. With a discussion on the phylogeny and evolution of the inflorescence including the cyathium. Bot. Not. 124: 39–64, 1971.
VENKATARAMAN, K.: Wood phenolics in the chemotaxonomy of the Moraceae. Phytochemistry 11: 1571–1586, 1972.
WEBSTER, G. L.: Conspectus of a new classification of the Euphorbiaceae. Taxon 24: 393–601, 1975.
WOHLFAHRT, R.: Wirkstoffprobleme des Hopfens. Z. Phytotherapie IV: 393–395, 1982.

Die folgenden Unterklassen der Cornidae und Lamiidae lassen sich zu einer Entwicklungsreihe zusammenfassen. Sie führt von Ordnungen mit interessantem, teilweise ursprünglichem Merkmalsbestand zu den stark abgeleiteten Bauplänen der Tubifloren. Chemisch werden beide Unterklassen geprägt durch die Stoffklasse der **Iridoide** bzw. Seco-Iridoide. Es handelt sich dabei um Naturstoffe, die sich formal vom Grundgerüst des Iridodials, eines im Abwehrsekret der Ameisengattung *Iridomyrmex* gefundenen Dialdehyds, ableiten lassen; biogenetisch gesehen sind es Monoterpenabkömmlinge.



Der Entstehung der Iridoide (einschl. Seco-Iridoide) im Verlaufe der Evolution der Angiospermen muß als Selektionsprinzip ein – mehr oder weniger bitter schmeckendes – fraßabwehrendes Signal gegenüber herbivoren Tieren zugrunde gelegen haben. Das erklärt auch die vielfältigen pharmakologisch interessanten Wirkungen mancher dieser Verbindungen als Bittermittel, Desinfizientia zur Wundbehandlung, tumoraktive Stoffe, Laxantien (Verbenalin), Sedativa (Valepotriate), Antiphlogistika (Harpagosid).

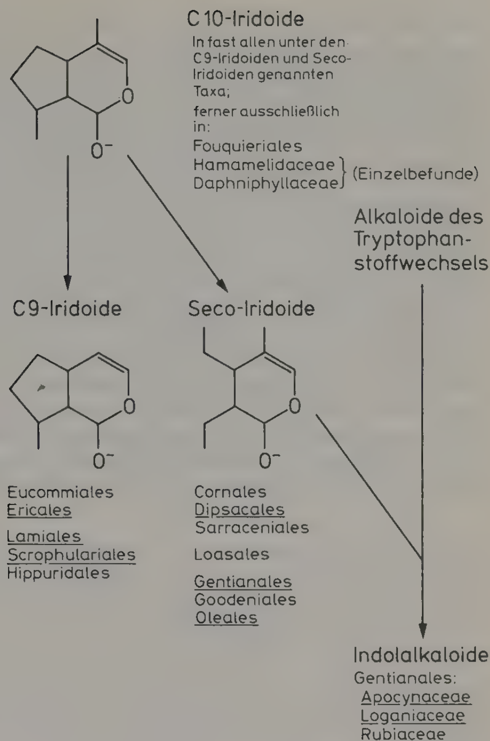


Abb. 109: Entwurf der evolutiven Zusammenhänge bei iridoidartigen Verbindungen.

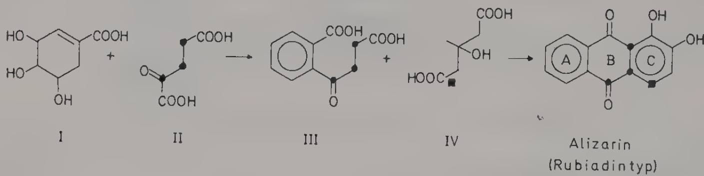
Ihre genaue Strukturermittlung (vgl. Chem. Glossar) ist erst in jüngster Zeit erfolgt, obwohl einige altbekannte Pflanzeninhaltsstoffe (z. B. Verbenalin, Asperulosid, Loganin oder das Seco-Iridoid Gentiopikrosid) dieser Gruppe angehören. Dies hat seinen Grund darin, daß viele iridoidartige Verbindungen in Form instabiler Heteroside vorkommen, die durch Enzym- oder Säureeinwirkung gespalten werden können, wobei die Aglyka oftmals unter Bildung blauer oder schwarzer Pigmente in unbekannter Weise polymerisieren (daher der alte Name «Pseudoindikane» für diese Gruppe).

Iridoide sind in ihrem Vorkommen auf Vertreter der Cornidae und Lamiidae beschränkt. Einzelfunde in *Daphniphyllum* (Daphniphyllaceae), *Liquidambar* (Hamamelidaceae), *Xylocarpus* (Meliaceae) und *Stigmaphyllon* (Malpighiaceae) mahnen allerdings zur Vorsicht, wenn man heute bereits strikt von einer monophyletischen Gruppe zu sprechen geneigt ist. Dennoch lassen sich embryologische, holzanatomische, chemische und serologische Ähnlichkeiten zwischen den iridoidführenden Familien als Indiz für engere verwandtschaftliche Beziehungen werten. Deshalb werden sie von uns – entsprechend dem Konzept DAHLGREN's – in dieser Entwicklungsreihe (d. h. Cornidae + Lamiidae) vereinigt. In vielen anderen Klassifikationen sind sie – aufgespalten – bei den Rosidae, Dilleniidae und Asteridae (s. l.) eingeordnet gewesen.

Demgemäß lassen sich die evolutiven Zusammenhänge wie in Abb. 109 dargestellt interpretieren: C 10-Iridoide sind allgemein verbreitet und dürften die in der Phylogenie ursprünglicheren Verbindungen repräsentieren (sie sind z. B. die einzigen Verbindungen in den Fouquieriales, die man als besonders ursprüngliche Cornidae-Ordnung auffaßt). Dann aber gewinnen die Einzelvorkommen in Hamamelidaceen und Daphniphyllaceen (die man in enger Beziehung zu den Hamamelidaceen sehen kann) phylogenetisches Interesse, ist doch nach jüngsten Untersuchungen auch mit großen Ähnlichkeiten in den Samen-Reserveproteinen von Cornidae und Hamamelididae zu

rechnen. Von den C 10-Iridoiden lassen sich die C 9-Iridoide, Seco-Iridoide und die zusammengesetzten Indolalkaloide ableiten. C 9-Iridoide kommen nur in zwei Verwandtschaftsgruppen vor, nämlich den Ericales + Eucommiales sowie den Lamiales + Scrophulariales + Hippuridales. Seco-Iridoide sind für viele Ordnungen der Cornidae bezeichnend. Bei den Gentianales schließlich hat sich neben Seco-Iridoiden auch die Bildung von Indolalkaloiden durchgesetzt (s. dort).

Anthrachinonderivate. Wenn auch derartige Verbindungen bei den Cornidae und Lamiidae nicht gerade häufig sind, so scheinen sie sich doch durch einen besonderen Biosyntheseweg auszuzeichnen: Es hat sich gezeigt, daß die bisher untersuchten Anthrachinonderivate der Cornidae/Lamiidae, nämlich aus *Rubia tinctorum* (Rubiaceae), *Streptocarpus dunnii* (Gesneriaceae) und einem Vertreter der Scrophulariaceae einheitlich aus o-Succinylbenzoesäure (III) – diese wiederum aus Shikimisäure (I) und α-Ketoglutarsäure (II) – und Mevalonsäure (IV) aufgebaut werden, während die Anthrachinone von *Frangula alnus* (Rhamnaceae) und *Rumex alpinus* (Polygonaceae) wie die der Pilze und Flechten aus Acetateinheiten entstehen. Die unterschiedliche Substituierung (vgl. hierzu auch Formeln S. 133) läßt vermuten, daß der o-Succinylbenzoesäure-Weg allen Anthraverbindungen der Cornidae/Lamiidae zukommen dürfte, die ja insbesondere von Rubiaceen, vereinzelt auch von Bignoniaceen, Gesneriaceen, Scrophulariaceen und Verbenaceen bekannt sind. In allen übrigen Fällen dürfte der Polyacetatweg beschritten werden.



Kaffeesäure. Zwar ist das Vorkommen dieses Phenylpropankörpers nicht auf die Cornidae/Lamiidae beschränkt, doch deutet sich ein Verbreitungsschwerpunkt bei den abgeleiteten Sippen (inkl. Asteridae) an.

Unterklasse: Cornidae

Die Vertreter der Cornidae besitzen einfache, ungeteilte Blätter und vielfach sympetale Blüten mit coenokarpem Gynoeceum. Durch das ursprüngliche Merkmal leiterförmiger Gefäßdurchbrechungen schließen manche Ordnungen der Cornidae an die Hamamelididae und Magnoliidae an. Auch die für Cornidae charakteristische zelluläre Endospermbildung wird heute für ein ursprüngliches Kennzeichen angesehen. Der Besitz von tenuinucellaten und unitegmischen Samenanlagen weist ihnen allerdings eher eine abgeleitete Stellung zu. Der Pollen ist oft tricolpat mit retikulater Oberflächenstruktur. Chemisch sind die Cornidae als Iridoidpflanzen charakterisiert.

Wir besprechen im folgenden die Ordnungen:

1. Cornales
2. Dipsacales
3. Sarraceniales
4. Ericales

} «Cornanae»

5. Gentianales
6. Oleales

} «Gentiananae»

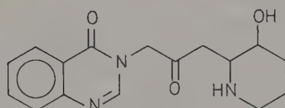
1. Ordnung: Cornales

Die Cornales stellen wir an den Anfang der Unterklasse, weil verschiedene Vertreter einige eher ursprüngliche Merkmalsausprägungen erkennen lassen: Freie Kronblätter; zweikreisig angeordnete Staubblätter, deren Filamente nicht mit der Krone verwachsen sind; Holzpflanzen mit leiterförmigen Gefäßdurchbrechungen.

Typisch und für die Diskussion der Verwandtschaftsverhältnisse wichtig ist das Vorkommen iridoider Verbindungen. Als eine der ersten Verbindungen dieser Stoffklasse wurde bereits 1835 von GEIGER das Cornin aus *Cornus florida* isoliert, das sich später als identisch mit dem Verbenalin erwies. Das Vorkommen von Iridoiden in *Escallonia, Hydrangea* und *Deutzia* wie auch in Caprifoliaceen und Adoxaceen hat zu einer Überprüfung der Verwandtschaftsbeziehungen und letztlich zu einer Revision des natürlichen Systems geführt. Insbesondere serologisch nachgewiesene Strukturähnlichkeiten in den Samen-Reserveproteinen stehen in guter Korrelation mit der Verteilung der iridoidartigen Verbindungen. Danach werden nun die Escalloniaceen und Hydrangeaceen aus den Saxifragales in die Cornales überführt und die Caprifoliaceen und Adoxaceen zumindest aus den Asteridae (s. l.) gelöst und in engere Beziehung zu den Cornales gesetzt. Von den vielen kleineren, in die Cornales zu stellenden Familien sollen hier nur interessieren:

1. *Familie:* **Hydrangeaceae** (250). Die meisten Hydrangeaceen sind Holzpflanzen mit ungeteilten, gegenständigen Blättern ohne Nebenblätter. Ihre 4-5-zähligen Blüten stehen zumeist in dichten Blütenständen (z. B. bei der Hortensie), deren Randblüten – vergrößert und steril – den Schauapparat vergrößern. Das Androeceum besteht aus 2 Kreisen und kann (bei *Carpenteria californica*) sekundär stark vermehrt sein. Die meist 3–5 Karpelle bilden bei der Reife eine Kapsel, seltener eine Beere. Aus den Gattungen *Philadelphus* (falscher Jasmin), *Deutzia* (Deutzie) und *Hydrangea* (Hortensie) werden viele Ziersträucher kultiviert.

Aus *Hydrangea*-Arten konnte Febrifugin isoliert werden, ein Chinazolinalkaloid, das auch als Inhaltsstoff der Wurzeln von *Dichroa febrifuga,* einer altchinesischen Droge mit Antimalariawirkung, bekannt ist.



Febrifugin

2. *Familie:* **Cornaceae** (95). Die holzigen Cornaceen haben kleine, 4–5-zählige Blüten (aber nur noch mit einem Staubblattkreis, Abb. 110 A), die oft in Köpfchen oder doldenartigen Blütenständen vereinigt sind und manchmal von großen, oft weißen Hochblättern (Scheinkrone!) umhüllt sind, wie bei dem kleinen nordischen Hartriegel, *Cornus suecica.* Einheimische Sträucher sind die wärmeliebende Kornelkirsche, *Cornus mas* (gelb, frühblühend) und der blutrote Hartriegel *C. sanguinea.*

Für die 3. *Familie,* die **Aquifoliaceae** (450) mit vielfach eingeschlechtigen Blüten (Abb. 110 B) sind vor allem die in verschiedenen *Ilex*-Arten vorkommenden Purinderivate bezeichnend. Getrocknete Blätter von *Ilex paraguariensis* und anderen *Ilex*-Arten liefern den stimulierend wirkenden, coffeinhaltigen Maté-Tee, der in vielen Teilen Südamerikas Nationalgetränk ist. Einheimisch ist die immergrüne Stechpalme, *Ilex aquifolium,* die den wintermilden submediterran-atlantischen Raum besiedelt.

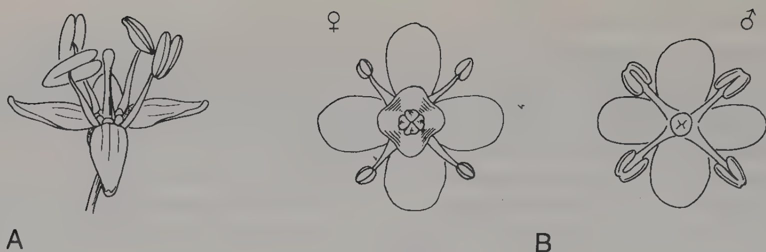


Abb. 110: A Zwittrige Blüten mit Diskus von *Cornus* spec. (Cornaceae) (links) sowie (B) getrenntgeschlechtige Blüten von *Ilex aquifolium* (Aquifoliaceae); ♀ Blüte mit Diskus. (Nach DAHLGREN.)

Arznei- und Nutzpflanzen der Cornales

Hydrangeaceae. *Dichroa febrifuga* LOUR. (Febrifugin).
Aquifoliaceae. *Ilex paraguariensis* ST.-HIL. (Folia Maté, Maté-Tee).

2. Ordnung: Dipsacales

Die Dipsacales schließen mit den Caprifoliaceen eng an die Cornales an; die Caprifoliaceen und Adoxaceen werden sogar neuerdings von den Dipsacales getrennt und den Cornales zugeordnet. Mit den unitegmischen und tenuinucellaten Samenanlagen, der Produktion von iridoiden Verbindungen (insbesondere Seco-Iridoiden) und zum Teil primitivem Holzaufbau stimmen die Dipsacales mit den Cornales überein. Andererseits gewinnen abgeleitete Merkmale an Bedeutung: verwachsene Kronblätter und mit diesen verwachsene Filamente eines nur mehr einkreisigen Androeceums; Tendenz zur Rückbildung des Kelches oder sogar Umbildung in ein pappusartiges Gebilde (*Valeriana*); zunehmende Tendenz zur Ausbildung von Pseudanthien (Dipsacaceen) als konvergente Entwicklung zu den Asteraceen; trotz vielfach radiärer Blüten häufigeres Vorkommen von zygomorphen oder gar asymmetrischen Blüten (Valerianaceen); immer unterständige Fruchtknoten, deren 5 bis 2 Karpelle meist nur noch wenige Samenanlagen pro Fach entwickeln.

Stark physiologisch wirksame Verbindungen werden von Vertretern der Dipsacales kaum gebildet. Arznei- und Giftpflanzen sind daher selten.

1. *Familie:* **Caprifoliaceae** (500; inkl. Viburnaceae und Sambucaceae)
Die Caprifoliaceen schließen sich an die Hydrangeaceen nahtlos an, sind aber in mancherlei Hinsicht stärker abgeleitet. Auch diese Familie enthält Holzpflanzen mit gegenständigen, einfachen oder zusammengesetzten (einige Sambucaceen) Blättern und pseudanthienartigen Blütenständen. Die 5-zähligen Blüten sind bei einigen Arten zygomorph (z. B. *Lonicera*) und in der Regel sympetal. Die 5 Staubblätter sind in der Kronröhre befestigt. Als Früchte findet man Kapseln, Steinfrüchte oder Beeren. In den Samen ist ein mächtiges Endosperm mit kleinem Embryo entwickelt.

In der Familie sind phenolische Verbindungen verbreitet; sie sind meist als Heteroside festgelegt.

Die oft als eigene Familie geführten Viburnaceen (200; *Viburnum*, Schneeball) haben eine weite nordhemisphärisch-andine Verbreitung und schließen sich eng an die Hydrangeaceen an.

Zu den Caprifoliaceen im engeren Sinne, die ebenfalls nordhemisphärisch-andine Verbreitung aufweisen, gehören die Gattungen *Lonicera* (Geißblatt), *Symphoricarpos*

Griffel: meist 1

A: 5 (oft auch 4), insbesondere bei den Valerianaceen oft weniger, bei den medit. *Centranthus ruber* nur noch 1. Stamina episepal, meist der Kronröhre eingefügt. Pollen trinukleat.

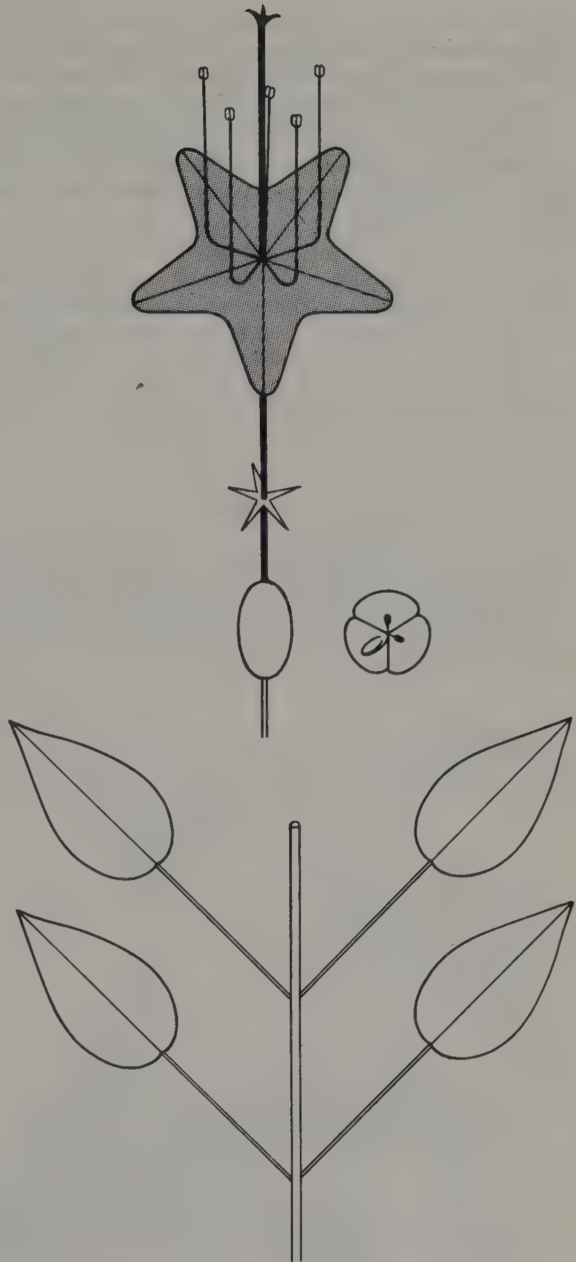
C: meist 5 (oder 4), verwachsen.

K: meist 5 (oder 4), klein, z. T. nur noch borstig, bei einigen Valerianaceen zu einem pappusartigen Gebilde auswachsend (Abb. 96), bei Dipsacaceae mit Außenkelch (Abb. 96D).

G: die ursprüngliche Zahl von 5 miteinander verwachsenen Fruchtblättern vielfach reduziert: 3 z. B. bei allen Valerianaceen, 2 bei Dipsacaceen, bei beiden Familien nur noch eines fertil. Fruchtknoten synkarp, unterständig, 5 → 1-fächerig. Samenanlagen bei Caprifoliaceae z. T. noch ∞, sonst auf 1 (hängende) pro – fertiles – Fach reduziert; anatrop, unitegmisch, tenuinucellat.

Blü: tetrazyklisch, 5- (oder 4-) zählig, radiär (z. B. viele Caprifoliaceen) bis dorsiventral (z. B. viele Dipsacaceen) oder asymmetrisch (Valerianaceae).

Bl: gegenständig; gezähnt, geteilt oder zusammengesetzt. Keine Nebenblätter.

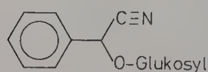


Bauplan der Dipsacales

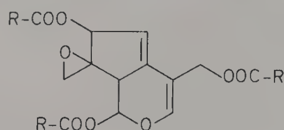
(Schneebeere; Heimat: Nordamerika), *Weigela* (Weigelie; Heimat: Ostasien), *Kolkwitzia* (Kolkwitzie; Heimat: China). Viele Arten werden als Ziersträucher kultiviert. Eine kleine nordisch-alpine Kriechstaude ist das Moosglöckchen *Linnaea borealis*.

Sambucus (40) wird wegen seiner gefiederten Blätter und den Gefäßen mit einfach perforierter Endplatte gern in einer eigenen Familie Sambucaceae abgetrennt. Holunderblüten von *Sambucus nigra* gelten in der Volksmedizin als schweißtreibende Droge. Sie enthalten Flavonoide (z. B. Rutin) und in geringer Menge ein cyanogenes Glykosid (Sambunigrin).

2. *Familie:* **Adoxaceae** mit dem einzigen Vertreter *Adoxa moschatellina*, dem kleinen, bis 15 cm hohen Moschuskraut, das im Welkezustand nach Moschus riecht.



Sambunigrin



Valepotriat-Grundgerüst

3. *Familie:* **Valerianaceae** (360), Baldriangewächse. Meist Kräuter mit leicht asymmetrischen Blüten, bei denen die Reduktion im Androeceum und Gynoeceum weiter vorangeschritten ist. Aus G ($\bar{3}$) entwickelt sich z. B. nur eine 1-samige Nuß (nur 1 Fruchtblatt fertil). Im übrigen vgl. den Bauplan der Dipsacales und Abb. 111.

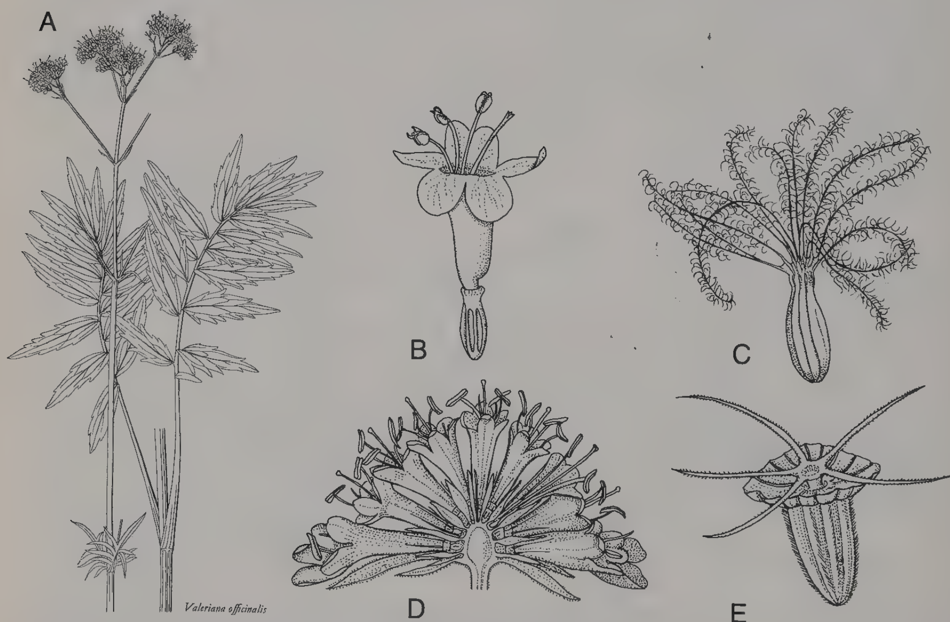


Abb. 111: Dipsacales. A *Valeriana officinalis*, Pfl. (verkl.), B asymmetrische Blüte von *V. officinalis* (ca. 10 ×), C Frucht mit Pappus von *V. tripteris* (ca. 3 ×) (alle Valerianaceae). D–E *Scabiosa columbaria* (Dipsacaceae): Blütenköpfchen, längs, und Frucht mit Kelch und Außenkelch. (A aus Kosmos; B–C nach Weberling; D–E nach Hegi.)

Die Baldrian-Sammelart *Valeriana officinalis* agg. mit den Kleinarten *V. sambucifolia, V. procurrens* (beide 2n = 56), *V. wallrothii* (2n = 28) und *V. officinalis* (2n = 14) liefert die altbekannte, offizinelle Droge Radix Valerianae (Wurzeln, Rhizomanteile, Ausläufer). In den hypodermalen Zellen der Wurzel ist das markant riechende, spasmolytisch wirksame ätherische Öl (u. a. mit Isovaleriansäurebornylester) lokalisiert. Für die sedative («äquilibrierende») Wirkung des Baldrians werden als Valepotriate bezeichnete chromogene Verbindungen verantwortlich gemacht, die außer in *Valeriana* auch in anderen Gattungen der Familie (nur Tribus Valerianeae; z. B. in *Centranthus ruber*, der roten Spornblume) nachgewiesen wurden. Es handelt sich um recht labile Tri-Ester von Alkoholen mit einem iridoidartigen Grundgerüst (Formel S. 242), für die übrigens, soweit sie eine Epoxidstruktur im Molekül aufweisen, auch eine alkylierende Potenz (und daher zytotoxische Wirkung?) nachgewiesen ist. Besonders reich an Valepotriaten sind die Wurzeln des indischen Baldrians, *Valeriana wallichii* und die des sog. mexikanischen Baldrians (*V. mexicana = V. edulis ssp. procera*), die heute als Ausgangsmaterial für zahlreiche Arzneifertigpräparate dienen. Spasmolytische und muskelrelaxierende Wirkungen besitzen die nur in *V. officinalis* agg. nachgewiesenen Sesquiterpensäuren (Valerensäure u. ä.).

4. *Familie:* **Dipsacaceae** (270). Die schwach dorsiventralen Blüten stehen in Pseudanthien (z. B. bei der Weberkarde *Dipsacus*), deren Randblüten öfters vergrößert sind, wie bei der Skabiose (*Scabiosa*) und der Witwenblume (*Knautia*). Die Tragblätter der einzelnen Blüte sind meist noch als Spreublätter vorhanden. Unter jeder Blüte sitzt ein aus Hochblättern gebildeter Außenkelch, der den einsamigen Früchten manchmal als Flugorgan dient (Abb. 111 E). Viele Sippen enthalten β-Methylglukosid.

Arznei- und Nutzpflanzen der Dipsacales

Caprifoliaceae. *Sambucus nigra* L. (Flores Sambuci).

Valerianaceae. *Valeriana edulis ssp. procera* MEYER (mexikan. Baldrianwurzel; Extr.), *V. officinalis* agg. (einheimisch; liefert die offizinelle Droge Radix Valerianae; Extr.), *V. wallichii* D. C. (indische Baldrianwurzel; Extr.), *Valerianella locusta* (L.) LAT. (Feldsalat).

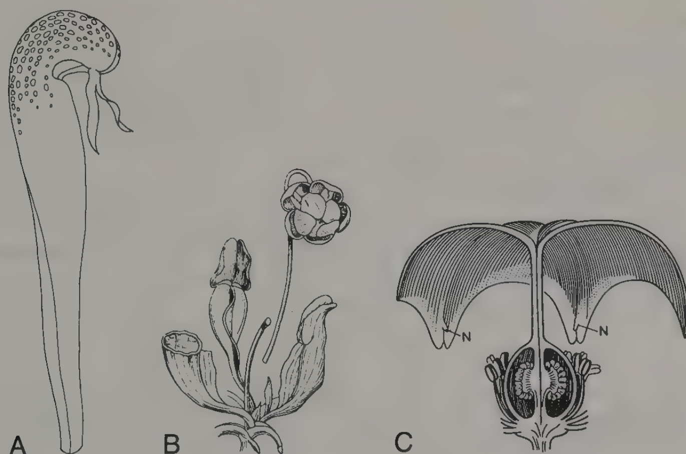
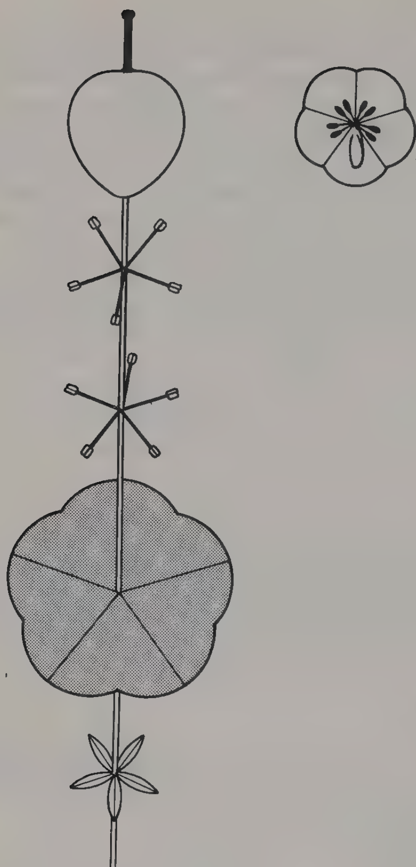


Abb. 112: Sarraceniaceae. A *Darlingtonia californica*, Blatt mit «Lichtfenstern». B *Sarracenia purpurea*, Pflanze. C *Sarracenia* spec., Gynoeceum mit den stark vergrößerten Narbenlappen (N) und Androeceum, längs. (A nach ROHWEDER/ENDRESS; B nach BRITTON u. BROWN; C nach DAHLGREN.)

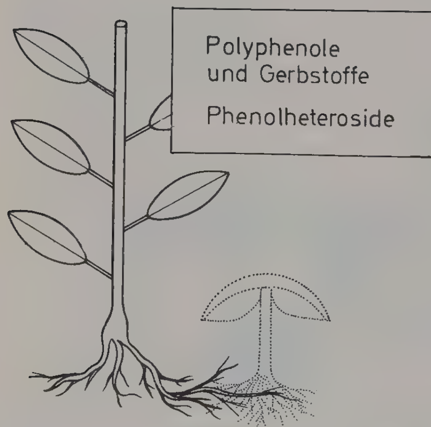


G: meist 5 Karpelle, zu einem echt synkarpen Fruchtknoten verwachsen. Dieser oberständig, nur in einigen Fällen (z. B. Gattung *Vaccinium*) unterständig. 1 Griffel. 1 (Empetraceae) bis ∞ Samenanlagen pro Fruchtblatt, anatrop (bis kampylotrop), zentralwinkelständig, unitegmisch und tenuinucellat.

A: bei den Empetraceae und Epacridaceae in 1, sonst fast ausnahmslos in 2 Kreisen, gleichzählig, wie der Kronblattkreis, d. h. meist 2 × 5, obdiplostemon. Staubblätter bei den Monotropaceae, Empetraceae und Epacridaceae mit Längsspalt, sonst mit 2 apikalen Poren sich öffnend, verschiedentlich mit hornartigen Fortsätzen (vgl. den früheren Ordnungsnamen Bicornes!). Pollen in Tetraden zusammenbleibend, bei den Monotropaceae und Clethraceae nur Einzelpollen.

C: meist 5 (oft auch 4) und in der Regel verwachsen; frei z. B. bei den Empetraceae und einigen Ericaceae.

K: meist 5 (oft auch 4).



Bl: meist wechselständig, immer ungeteilt, xeromorph gebaut, oft fast nadelförmig, vielfach immergrün.

Pfl: meist holzige (Zwerg-)Sträucher, Wurzel häufig mit Mykorrhiza.

Biotop: vielfach N-arme, saure Standorte: oligotrophe Moore, Zwergstrauchheiden, acidophile Waldgesellschaften, Tundra.

Bauplan der Ericales

3. **Ordnung: Sarraceniales,** mit der Familie **Sarraceniaceae** (16), krautige Pflanzen feuchter Biotope Amerikas. Die Sarraceniaceen schließen sich mit tenuinucellaten und – oft – unitegmischen Samenanlagen, mit zellulärer Endospermbildung, leiterförmigen Gefäßendigungen und der Bildung von Iridoiden an die vorigen Ordnungen an. Im übrigen sind sie an eine besondere Form des Tierfangs angepaßt, die Verbindungen mit den **Nepenthaceae** (Kannenpflanzengewächsen) vermuten lassen: Die schlauch- oder trompetenartigen Blätter besitzen im Inneren eine nektarabsondernde Drüsenzone, eine Gleitzone mit abwärts gerichteten Epidermisauswüchsen, eine Reusenzone mit Absonderung von proteolytischen Enzymen und zuunterst einer Absorptionszone. Einige Arten mit seitlichen Blatteingängen haben «Lichtfenster» mit unpigmentierten Flecken an dem gegenüberliegenden, kuppelartig gewölbten Blatteil (Abb. 112 A, B). An der Blüte fällt die manchmal große, schirmartig verbreiterte Narbe auf (Abb. 112 C). Die Gattung *Sarracenia* («pitcher plants») ist im atlantischen Nordamerika verbreitet.

4. Ordnung: Ericales

Die vielfach mykotrophisch, d. h. mit Mykorrhiza-Pilzen lebenden, meist strauch- oder zwergstrauchartigen Ericales sind in ihren taxonomischen Merkmalen stärker abgeleitet, schließen sich aber durch Gefäße mit leiterförmiger Perforation der langgestreckten Endplatten sowie durch ihre unitegmischen und tenuinucellaten Samenanlagen an die vorhergehenden Ordnungen an.

Viele Vertreter besiedeln extrem stickstoffarme, saure Standorte und sind xeromorph gebaut. An die größte Familie der Ericaceae lassen sich die artenarmen Clethraceae, Pyrolaceae, Monotropaceae und Empetraceae, ferner die Epacridaceae anschließen.

Über den Bauplan unterrichtet die Übersicht auf S. 244.

Wichtige Inhaltsstoffe:

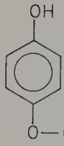
Von verschiedenen Vertretern der Ericales ist schon die Struktur der **iridoidartigen Verbindungen** bekannt, die sowohl dem C 10-Typ (z. B. Monotropein bei *Vaccinium, Arctostaphylos* und *Monotropa;* Vaccinosid bei *Vaccinium* und *Andromeda*) wie dem C 9-Typ angehören (z. B. Aucubin bei *Rhododendron,* Unedosid bei *Arbutus* und *Arctostaphylos*).

Ferner sind die Ericales typische **Polyphenolpflanzen;** sie akkumulieren phenolische Stoffe verschiedenster Art, teils in glykosidischer Bindung («Phenolheteroside»), teils frei in monomerer, dimerer (Flavonoide; Procyanidine als Gerbstoffvorstufen) oder polymerer Form (Gerbstoffe).

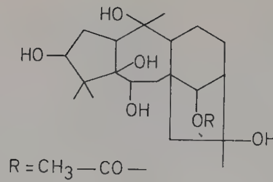
a) **Phenolheteroside:** Als typische bzw. pharmazeutisch interessante Substanzen sind Arbutin (Arbutosid) und Monotropitosid zu nennen.

Arbutin, das Monoglukosid des Hydrochinons ist neben ähnlichen Verbindungen (z. B. Methylarbutin) in höherer Konzentration in den Blättern der Bärentraube, *Arctostaphylos uva-ursi* enthalten, die als harndesinfizierende Droge gebräuchlich sind. Mit Sicherheit enthalten auch *Arbutus unedo, Rhododendron*-Arten, *Vaccinium vitis-idaea* (alles Ericaceae), verschiedene *Pyrola-* (Wintergrün-) und *Chimaphila*-Arten (Pyrolaceae) sowie *Monotropa* (Monotropaceae) Arbutin.

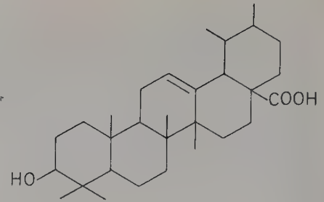
Monotropitosid, das Glykosid aus Salicylsäuremethylester und Primverose (= Glukose + Xylose) ist in *Monotropa hypopitys* und in der Gattung *Gaultheria* (Ericaceae) enthalten. Die arzneiliche Verwendung des an Salicylsäuremethylester reichen «Wintergrünöles» aus der nordamerikanischen *Gaultheria procumbens* ist durch den synthetischen Ester heute vollständig verdrängt worden.



Arbutin



Acetylandromedol



Ursolsäure

b) **Gerbstoffe:** Es überwiegen kondensierte (Catechin-) Gerbstoffe, die jedoch auch von Gallotanninen – wie in den Bärentraubenblättern – begleitet sein können.

Die Giftigkeit mancher Ericales (insbesondere der Rhododendroideae und Arbutoideae unter den Ericaceae) geht auf **toxische Diterpene** vom Typ des Acetylandromedols zurück. Selbst der Nektar kann diese Stoffe enthalten und die Ursache für die Toxizität bestimmten Honigs sein. Wegen seiner in geeigneter Dosierung blutdrucksenkenden Wirkung wird Acetylandromedol auch therapeutisch genutzt.

Die Blatt-(Cuticular-)Wachse sind reich an **Triterpenen.** Unter diesen überwiegt die für Ericales bezeichnende Ursolsäure.

1. *Familie:* **Pyrolaceae** (45) mit den kleinen, immergrünen (Name!) Wintergrün-Arten (*Pyrola* einschl. *Moneses* und *Orthilia*) acidophiler, vorwiegend Nadel-Wälder. Ihre Kronblätter sind («noch») nicht verwachsen.

2. *Familie:* **Monotropaceae** (30) mit der einheimischen Art *Monotropa hypopitys*, dem Fichten- (*ssp. hypopitys*) bzw. Buchenspargel (*ssp. hypophegea*). Dieser chlorophyllfreie Saprophyt bezieht die organischen Stoffe möglicherweise durch Vermittlung eines Mykorrhiza-Pilzes (*Boletus?*) aus Waldbäumen.

3. *Familie:* **Ericaceae** (2500). Die Ericaceen (Abb. 113) sind Holzpflanzen mit z. T. stark xeromorph gebauten Blättern, wie z. B. beim Heidekraut *Calluna vulgaris* oder der Gattung *Erica* (Glockenheide *E. tetralix* mit subatlantischer Verbreitung, Schneeheide *E. herbacea* oder die mediterrane Baumheide *E. arborea*).

Die Blüten sind normalerweise 5-zählig mit verwachsener Krone (beim Sumpfporst *Ledum palustre* aber noch frei); ihre Staubblätter haben teilweise h o r n a r t i g e F o r t-

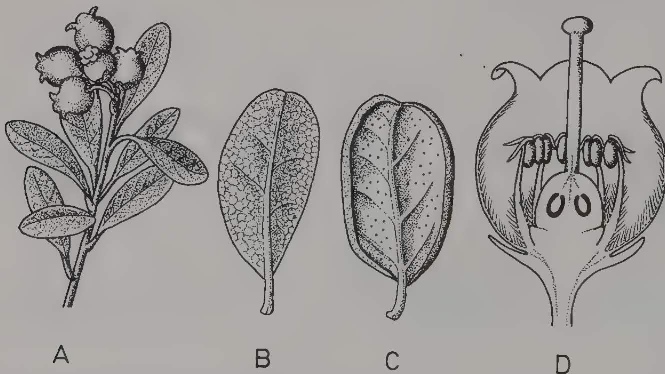


Abb. 113: Ericaceae. A Blühender Sproß (etw. verkl.) und D Blüte (vergr.) von *Arctostaphylos uva-ursi.* B, C Blatt(unterseite) von *Arctostaphylos uva-ursi* (B) und *Vaccinium vitis-idaea* (C), (1 ×). (A, D nach KÖHLER, B, C nach H. WEBER.)

sätze an den Antheren (daher die ehemalige Ordnungsbezeichnung «Bicornes»). Der Fruchtknoten ist meist oberständig und entwickelt sich zu einer Kapsel, bei der Gattung *Arctostaphylos* aber zu einer beerenartigen Steinfrucht und beim Erdbeerbaum (*Arbutus unedo*) der mediterranen Macchie zu einer Beere, ebenso wie auch der unterständige Fruchtknoten der Gattung *Vaccinium* (*V. oxycoccos,* Moosbeere; *V. vitis-idaea,* Preißelbeere; *V. myrtillus,* Blaubeere; *V. uliginosum,* Moor- oder Rauschebeere).

Viel gepflanzte Ziersträucher sind die aus Asien stammenden *Rhododendron*-(inkl. *Azalea*-)-Arten.

4. *Familie:* **Empetraceae** (9), immergrüne Zwergsträucher mit der einheimischen Gattung *Empetrum,* Krähenbeere (reife Beeren schwarz). Die Kleinart *Empetrum nigrum* vorwiegend auf höheren (*Sphagnum fuscum*-)Moorbulten, trockengelegten Hochmooren und in Zwergstrauchheiden zu finden, im arktisch-alpinen Raum ± durch *E. hermaphroditum* ersetzt.

5. *Familie:* **Epacridaceae** (400). Meist niedrige (Halb-)Sträucher, die auf den Heiden der Südhalbkugel in großer Artenfülle vorkommen und in Australien die Ericaceen ersetzen. Viele Arten sind an ihren kleinen, lanzettförmigen Blättern zu erkennen, die vom Stengel mehr oder weniger steif abstehen.

Arznei- und Nutzpflanzen der Ericales.

Ericaceae. *Arctostaphylos uva-ursi* (L.) Spreng. (Folia Uvae Ursi; Arbutin), *Rhododendron*-Arten (Extr., Acetylandromedol), *Vaccinium myrtillus* L. (Folia, Fructus Myrtilli; Heidelbeeren), *V. vitis-idaea* L. (Folia Vitis idaeae; Preißelbeeren); *Gaultheria procumbens* L. (Wintergrünöl).

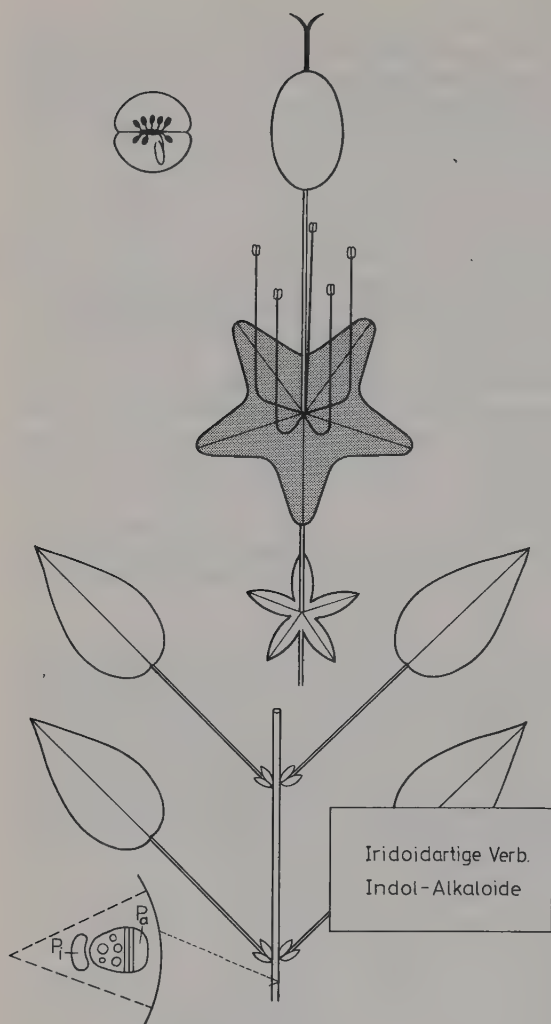
Was sich bei den bisher erwähnten Ordnungen der Cornidae schon mehrfach herausgebildet hat, hat sich bei den folgenden Gentianales und Oleales (den «Gentiananae») ausnahmslos durchgesetzt: Tetrazyklische Blüten, d. h. nur noch ein mit den Kronblättern alternierender Staubblattkreis, dessen Filamente teilweise mit den sympetalen Kronblättern verwachsen sind; unitegmische, tenuinucellate Samenanlagen im G(2). Ursprüngliche Merkmale, wie leiterförmig durchbrochene Tracheenwände, finden sich nicht mehr. Bei den Inhaltsstoffen stehen Seco-Iridoide im Vordergrund neben Indolalkaloiden und Cardenoliden, die zumindest die Gentianales als außerordentlich wichtige Gift- und Arzneipflanzenordnung prägen.

5. Ordnung: Gentianales

Die Gentianales zeichnen sich durch radiäre Blüten aus, deren Krone in Knospenlage oft gedreht ist (vgl. Abb. 118; daher auch der frühere Name der Ordnung: «Contortae»). Die Blätter sind gegenständig, ganzrandig und ungeteilt, oft mit Nebenblättern versehen. An ihrem Blattgrund scheiden oft Leim- und Drüsenzotten (Kolleteren) ein Gemenge von Gummi und Harz ab. Bikollaterale Leitbündel (= intraxyläres Phloem) sind für die meisten Familien bezeichnend.

Chemische Charakteristika:

Iridoidartige Verbindungen kommen in den Gentianales allgemein vor; nur für die Asclepiadaceae konnten sie bislang nicht mit Sicherheit nachgewiesen werden (Abb. 114). Neben dem verbreiteten Vorkommen von Iridoiden findet man in Loganiaceen wie in Gentianaceen und Menyanthaceen auch Seco-Iridoide, die oft von ähnlichen, aber N-haltigen Verbindungen begleitet werden (z. B. Gentianin; nur Isolierungsartefakte?). Viele dieser Seco-Iridoide schmecken stark bitter und stellen die bekannten glykosidischen Bitterstoffe dieser Familien dar. Bei Indolalkaloid-führenden Familien (s. u.) sind Seco-Iridoide (z. T. unter Verlust eines C-Atoms) vielfach Bestandteil des Alkaloidmoleküls.



G: aus meist 2 Fruchtblättern verwachsen (coenokarp), bei Asclepiadaceae und manchen Apocynaceae auch sekundär chorikarp. Fruchtknoten 2- oder 1-fächerig, ± oberständig, bei Rubiaceae aber unterständig. Griffel einfach, mit meist 2-spaltiger Narbe. Samenanlagen ∞, selten bis auf 1 pro Fach reduziert, tenuinucellat, unitegmisch, ± anatrop.

A: 5, manchmal 4, episepal, der Kronröhre eingefügt. Androeceum bei den Asclepiadaceae mit dem Gynoeceum zu einem «Gynostegium» eng verbunden (Abb. 94).

C: 5 (oder 4), in der Knospenlage gedreht, oft aber auch klappig oder dachig. Bei Asclepiadaceae Nebenkrone!

K: 5 (oder 4).

Blü: radiär, tetrazyklisch, 5- (oder 4-)zählig, sympetal.

Bl: gegenständig (wechselständig nur bei Menyanthaceae), einfach und ganzrandig, oft mit Stipeln (bei Gentianaceae aber z. B. fehlend).

Pfl: Unter den trop.-subtropischen Vertretern vorwiegend Holzpflanzen, im übrigen auch Kräuter, insbesondere bei Gentianaceae und Menyanthaceae. Intraxyläres Phloem häufig (fehlend bei Menyanthaceae und Rubiaceae).

Bauplan der Gentianales

Die folgenden, wichtigen Inhaltsstoffe verbinden nur einzelne Familien, ohne durchgehend die ganze Ordnung zu charakterisieren. Diese chemischen Merkmale gehen parallel mit nichtchemischen und stützen die vermuteten Verwandtschaftszusammenhänge (Abb. 114).

Alkaloide: Für diejenigen Familien, die im wesentlichen aus tropischen Holzpflanzen bestehen, sind insbesondere Indol-Alkaloide bezeichnend: Loganiaceae, Rubiaceae und Apocynaceae (ob auch in Asclepiadaceae?). Manche dieser Verbindungen sind als stark bitter schmeckende Giftstoffe (z. B. Strychnin, Formel S. 249) bekannt. Bemerkenswert

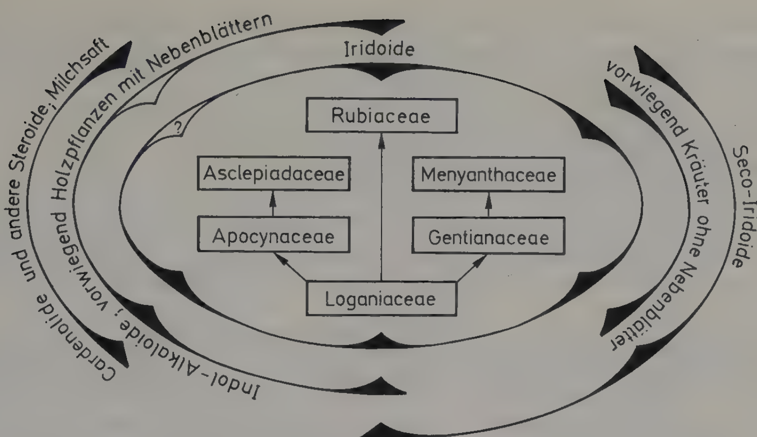


Abb. 114: Die Familien der Gentianales und ihre wichtigsten gemeinsamen Merkmale.

ist, daß sie auf solche Sippen beschränkt sind, die frei von Cardenoliden und anderen ± toxischen steroiden Verbindungen sind.

Steroide: Die zwei nahe verwandten Familien Apocynaceae und Asclepiadaceae, die – insbesondere bei Asclepiadaceae – durch spezielle, abgeleitete Blütenmerkmale auffallen (Verwachsungen von Androeceum und Gynoeceum, Trennung der Fruchtblätter bei der reifen Frucht in zwei balgähnliche Teilfrüchte), haben eine Reihe interessanter Gemeinsamkeiten:

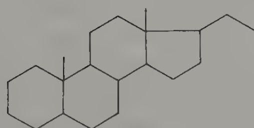
In Vertretern beider Familien kommen **Cardenolide** vor (Formeln S. 254). Bei den Apocynaceen findet man sie neben Pregnan-Abkömmlingen in denjenigen infrafamiliären Sippen, denen Indolalkaloide fehlen (s. o.). Bei den Asclepiadaceen sind Steroide allgemein verbreitet, entweder als Cardenolide oder – möglicherweise in der Evolution an deren Stelle getreten – als steroide (Pregnan-)Esterglykoside vom Typus des Condurangins und Vincetoxins (sog. Asclepiadaceen-Bitterstoffe; s. S. 255).

Die ungegliederten Milchröhren beider Familien enthalten einen Milchsaft, dessen Coagulum – in sippenabhängigem Verhältnis – reich an Kautschuk, Triterpenen oder Sterolen sein kann.

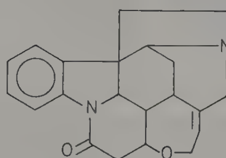
Unter allen Familien der Gentianales erscheinen die Loganiaceae am ursprünglichsten. Von ihnen lassen sich «ableiten»:

- die durch einen unterständigen Fruchtknoten gekennzeichneten Rubiaceae,
- die milchsaftführenden Apocynaceae und Asclepiadaceae,
- und die vorwiegend krautigen Gentianaceae und Menyanthaceae.

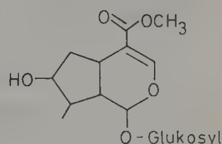
Über die Gemeinsamkeiten in wichtigen Merkmalen vgl. Abb. 114.



Pregnan



Strychnin



Loganin

1. *Familie:* **Loganiaceae** (500), meist Holzpflanzen der Tropen und Subtropen mit bikollateralen Leitbündeln und gegenständigen, ganzrandigen Blättern. Blüten radiär und 4- oder 5-zählig. Fruchtknoten meist oberständig und zweifächerig, mit vielen Samenanlagen. Sie sind – wie auch alle übrigen Familien der Gentianales – durch verschiedenartige bitterschmeckende Inhaltsstoffe gekennzeichnet. Es handelt sich teils um Seco-Iridoidglykoside, teils um Indolalkaloide.

Ein bekanntes Indol-Alkaloid ist das neben Brucin aus den Samen von *Strychnos nux-vomica* (Abb. 115), den «Brechnüssen» isolierte, stark bittere Strychnin. Es führt zu einer Erhöhung der Reflexerregbarkeit und wirkt in größeren Dosen als Krampfgift. Therapeutisch wird es heute nur noch wenig (z. B. als Bestandteil verschiedener «Tonica») verwendet.

Indolalkaloide sind auch in einer ursprünglich als Pfeilgift dienenden Zubereitung aus der Rinde anderer *Strychnos*-Arten (*S. toxifera, S. castelnaei* u. a.), der sogenannten Calebassen-Curare enthalten. Das (synthetische) Allylderivat des Curarealkaloids C-Toxiferin I, das zur Gruppe der dimeren (C 40)-Indolalkaloide gehört, wird in der Anästhesiologie als stabilisierendes Muskelrelaxans benutzt (vgl. auch Menispermaceae, S. 119).

Loganin, das in der Familie verbreitet vorkommende Iridoidglykosid, ist – ebenso wie die verwandte Loganinsäure – eine Schlüsselsubstanz für die Biosynthese von Indolalkaloiden, aus der durch Ringöffnungen, Umlagerungen und z. T. Verlust eines C-Atoms die charakteristischen Bausteine des «Nichttryptophananteils» entstehen.



Abb. 115: *Strychnos nux-vomica* (Loganiaceae). A Blühender Sproß, Beere gesamt (B) und quer (C) sowie Samen gesamt (D) und quer (E). (½ ×; nach KARSTEN.)

2. *Familie:* **Rubiaceae** (6500), überwiegend tropische Holzpflanzen mit kollateralen (!) Leitbündeln und gegenständigen, ganzrandigen Blättern mit Nebenblättern: die einheimischen Gattungen *Sherardia, Asperula* und *Galium* (Labkraut) sind krautig. Bei vielen dieser Sippen sind die Nebenblätter den – gegenständig angeordneten –



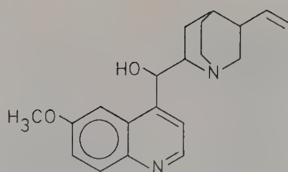
Abb. 116: A *Coffea arabica*, blühender und fruchtender Sproß (3/8 ×); Steinfrucht mit teilweise entferntem Fruchtfleisch und Samen (3/4 ×). B, C *Galium odoratum* (Waldmeister), Blüte (3,5 ×) und ganze blühende Pflanze (1/2 ×). (A nach KARSTEN, B nach FIRBAS, C Original.)

Laubblättern ähnlich und täuschen 4- bis mehrzählige Wirtel vor (Laubblätter an Achselsprossen kenntlich!), so bei *Galium odoratum*, dem Waldmeister (Abb. 116 B, C).

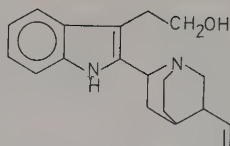
Die Blüten sind fast immer zwittrig, in z. T. dichten Blütenständen vereinigt und mit trichter- bis radförmiger Krone. Die Blütenformel lautet K4 [C4 A4] G(2), doch kommt auch 5-Zähligkeit vor (*Cinchona*). Der unterständige Fruchtknoten entwickelt sich zu Kapseln (*Cinchona*), Steinfrüchten (*Coffea*) oder Spaltfrüchten (*Galium*).

Bereits erwähnt (vgl. Abb. 114) ist das Vorkommen von (Indol-)Alkaloiden sowie von iridoidartigen Verbindungen, von denen hier nur das in *Galium*-Arten verbreitete Iridoidglykosid Asperulosid genannt sei. Bemerkenswert ist auch die bei vielen Gattungen verbreitete Mannitolspeicherung. Bestimmte Sippen führen Xanthinderivate, Anthrachinonverbindungen oder Cumarine. Ca-oxalat kommt häufig in Form von Sand oder Raphiden(!) vor.

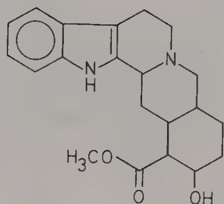
Von den eigentlichen **Indolalkaloiden** sei das Yohimbin von *Pausinystalia yohimba* erwähnt, das als α_2-Rezeptorenblocker sympatholytisch wirksam ist und auch als Aphrodisiakum gilt. Es ist mit dem aus Cortex Quebracho isolierten «Quebrachin» identisch und kommt auch in *Rauvolfia*-Arten vor (vgl. auch S. 253).



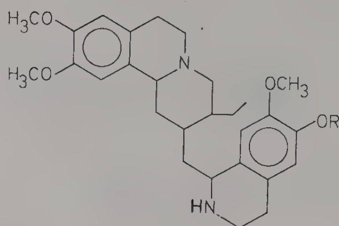
Chinin



Cinchonamin



Yohimbin



Emetin $R = CH_3$
Cephaelin $R = H$

Biogenetisch können wir auch die Alkaloide der Chinarinde den Indolalkaloiden zurechnen; ihr Anschluß an den Tryptophanstoffwechsel und die Einbeziehung secoiridoider Bausteine in das Molekül erscheint gesichert (als Nebenalkaloide der *Cinchona*-Blätter findet man auch echte Indolderivate, z. B. Cinchonamin). Formal-chemisch sind die wichtigsten der in Stamm- und Wurzelrinde abgelagerten «China-Alkaloide» (Chinin, Chinidin, Cinchonidin) als Chinolinderivate aufzufassen, die über eine Hydroxymethylenbrücke mit einem weiteren, als Chinuclidin bezeichneten Ringsystem verbunden sind. Die wichtigsten, zur Gewinnung der Chinarinde plantagenmäßig angebauten, ursprünglich in den Kordilleren beheimateten *Cinchona*-Arten sind *C. calisaya, C. ledgeriana* und *C. pubescens* (syn. *C. succirubra*) samt deren Hybriden. Verwendung der Rinde heute nur noch als Bittermittel, wobei der Bitterwert durch bittere Triterpenglykoside (z. B. Chinovin) mitbedingt ist. Das stark bitter schmeckende Chinin (Eichsubstanz bei Bitterwertbestimmungen) wirkt antipyretisch, wehenfördernd und wird als Chemotherapeuticum bei der Bekämpfung der Malaria gebraucht. Das Stereoisomer des Chinins, das Chinidin, ist ein Antiarrhythmikum und wird bei Herzrhythmusstörungen als Arzneimittel verwendet.

Von den übrigen Alkaloiden der Familie interessieren diejenigen der südamerikanischen «Brechwurzel» *Cephaëlis ipecacuanha* und *C. acuminata,* die Isochinolinabkömmlinge Emetin und Cephaëlin; Extrakte der Wurzeln dienen als Expektorans, in höherer Dosierung als Emeticum (z. B. in Form des Sirupus Ipecacuanhae). Emetin oder 2-Dehydroemetin (DHE) werden wegen ihrer amöbiciden Wirkungen auch gegen Amöbenruhr angewendet. Auch die Isochinolinbasen von *Cephaëlis* enthalten einen seco-iridoiden Molekülanteil.

Die wirtschaftlich bedeutsamste Gattung ist *Coffea* (Abb. 116A) aufgrund der psychoanaleptisch (und diuretisch) wirksamen **Methylxanthine** Coffein, Theobromin und Theophyllin (Formeln S. 219). Die Kaffepflanzen bilden Steinfrüchte mit meist 2 Samen, die nach dem Entfernen des Perikarps und der Samenschale («Silberhaut») die Kaffee«bohnen» ergeben. Das eigentliche Kaffeearoma entwickelt sich erst beim

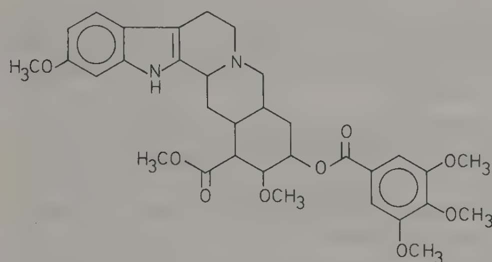
«Rösten». Wichtigste Art ist neben *C. canephora, C. liberica* u. a. die ursprünglich in Abessinien beheimatete *Coffea arabica.*

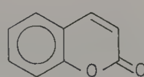
Die in der Familie anzutreffenden **Anthrachinone** unterscheiden sich durch den unsubstituierten A-Ring von den laxierend wirkenden Anthraglykosiden, gehören also zu den Verbindungen vom «Rubiadintyp». Zur Biogenese siehe S. 238. *Rubia tinctorum*, der Krapp, hat früher als Lieferant des natürlichen Farbstoffs Alizarin eine große Bedeutung gehabt. Da die Ruberythrinsäure, das Primverosid des Alizarins, mit Ca^{++}- und Mg^{++}-Ionen Chelatbindungen einzugehen vermag und dadurch zur Korrosion entsprechend zusammengesetzter Harnsteine führen soll, werden Extrakte der Wurzeln als Urolithiasismittel («harnsteinauflösende» Präparate) empfohlen.

Biogenetisch verwandte Naphthalinderivate sind bei *Galium*- und *Rubia*-Arten nachgewiesen.

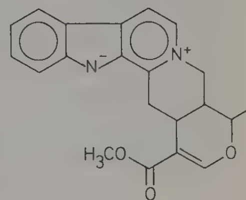
Galium odoratum (Abb. 116 C) schließlich liefert das Waldmeisterkraut als Cumarindroge. Cumarin, das aus geruchlosen glykosidischen Vorstufen beim Welken und Trocknen des Krauts entsteht, ist in größeren Dosen ein toxischer Stoff.*

3. *Familie:* **Apocynaceae** (2000), meist Holzpflanzen des tropischen Urwaldes (häufig Lianen) mit bikollateralen Leitbündeln, ganzrandigen, gegenständigen Blättern und z. T. kautschukhaltigem Milchsaft. Blüten radiär, (4- oder) 5-zählig. Kronblätter meist mit langer Röhre und ± tellerförmigem Saum. Die 2 Fruchtblätter sind zur Reife vielfach nur noch an der Spitze miteinander verbunden, um sich balgfruchtartig zu öffnen und die meist zahlreichen, mit einem Haarschopf versehenen Samen zu entlassen (z. B. *Strophanthus*-Frucht). In der gemäßigten Zone nur wenige Vertreter wie z. B. *Vinca minor,* das Immergrün. Viele Apocynaceae führen toxische Inhaltsstoffe und wurden zur Abhaltung von «Gottesgerichten» gebraucht (Ordealgifte der Eingeborenen). Die als Arzneipflanzen genutzten Vertreter enthalten vikariierend vorkommend Indolalkaloide oder Cardenolide.





Cumarin



Reserpin

Serpentin

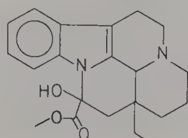
Indol-Alkaloide: Von den über 100 bisher aufgefundenen Verbindungen sind vor allem die Alkaloide der Gattung *Rauvolfia* wichtig, allesamt Derivate des Yohimbans. Rauvolfia-Alkaloide, die überwiegend aus *R. serpentina* (trop. Asien) oder *R. vomitoria* gewonnen werden, haben wegen ihrer blutdrucksenkenden und zentral dämpfenden (neuroleptischen) Wirkungen eine erhebliche Bedeutung als Arzneimittel erlangt. Neben dem Reserpin (und dem ihm struktur- und wirkungsähnlichen Rescinnamin) als dem wichtigsten Alkaloid kommen weitere tertiäre Indolbasen (z. B. Ajmalin) und stark basische quarternäre Verbindungen (z. B. Serpentin) vor, die die Gelbfärbung der Wurzeln bedingen. Aus Serpentin kann durch Hydrierung Raubasin (= Ajmalicin)

* Bei reichlichem Genuß von Waldmeisterbowle nachprüfbar!

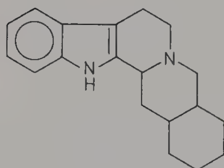
gewonnen werden. Beide Alkaloide werden in zunehmendem Maße auch aus *Catharanthus roseus* gewonnen.

Wegen ihrer cytostatischen Wirkungen haben seit einiger Zeit bereits d i m e r e Indol-Indolin-Alkaloide aus *Catharanthus roseus* – z. B. Vincaleucoblastin und Vincristin –, die auf der Suche nach neuen Reserpinquellen entdeckt wurden, großes Interesse gefunden und werden auch therapeutisch eingesetzt.

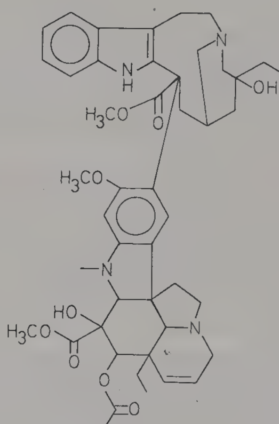
Weniger gesichert – wenn auch neuerdings in zahlreichen Arzneizubereitungen angeboten – erscheint die Verwendung des aus *Vinca minor* isolierten Alkaloids Vincamin bei cerebrovaskulären Erkrankungen und deren Folgesyndromen.



Vincamin



Yohimban

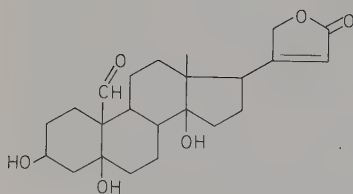


Vincaleucoblastin

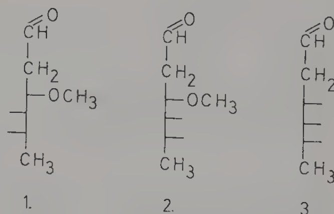
Cardenolide: Von den zahlreichen, in Blättern und oftmals auch in den Samen akkumulierten herzwirksamen Glykosiden der Apocynaceae sind für eine arzneiliche Anwendung bei Herzinsuffizienz von Bedeutung:

- g- und k-Strophanthin (Aglyka: Strophanthidine) aus den Samen verschiedener *Strophanthus*-Arten (Lianen Äquatorialafrikas), vor allem zur parenteralen Anwendung.
- Glykoside aus den Blättern vom mediterranen *Nerium oleander* (Oleandrin) und
- Peruvosid, Reinglykosid aus den Samen von *Thevetia peruviana*.

Als Zuckerkomponenten dieser Cardenolide treten charakteristische Didesoxyhexosen (Digitoxoxe, Cymarose, Thevetose u. a.) auf (vgl. auch S. 273).



Strophanthidin



1. L-Oleandrose
2. D-Cymarose
3. D-Digitoxose

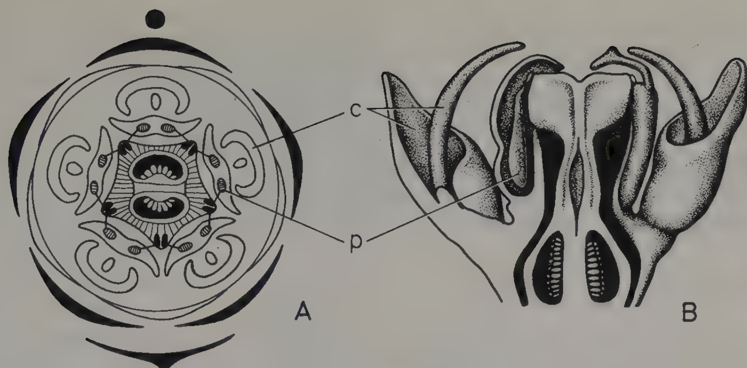


Abb. 117: *Asclepias syriaca* (Asclepiadaceae). A Blütendiagramm und B Gynostegium, längs; Pollinien (p) zweier Staubblätter jeweils durch Klemmkörper (schwarz) verbunden; an den Staubblättern die Anhängsel der Nebenkrone (c). (A nach Eichler, veränd.; B nach Engler.)

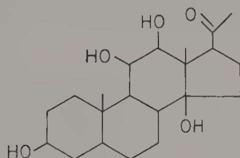
4. *Familie:* Die **Asclepiadaceae** (2000) sind den Apocynaceae nahe verwandt, haben aber noch stärker spezialisierte Blüten entwickelt: Die Antheren sind mit dem Narbenkopf zu einem «Gynostegium» verbunden. Die Pollenmasse (meist) einer Antherenhälfte ist zu einem Pollinium verklebt (vgl. auch Orchidales). Zwei Pollinien benachbarter Antheren sind durch bügelartige Translatoren und Klemmkörper zu einer Bestäubungseinheit verbunden (vgl. Abb. 117). Vielfach kommen nektarführende «Nebenkronen» vor.

Die Familie hat ein breites Lebensformen-Spektrum entwickelt, wobei Epiphyten (*Dischidia* mit teilweise urnenartigen Blättern) und kakteenartige Stammsukkulenten (z. B. die Aasblumen-Gattung *Stapelia*) besonders auffallen.

Während Alkaloide selten sind und Indol-Alkaloide offenbar ganz fehlen, kommen herzwirksame (C-23-Steroid-)Glykoside verbreitet vor. Die für die Giftigkeit vieler tropischer Asclepiadaceen verantwortlichen Cardenolide sind jedoch therapeutisch ohne Bedeutung.

Auch die (stark bitteren!) Herzglykoside könnte man als Abwehrstoffe gegenüber fressenden Tieren verstehen. Einige Tiergruppen, wie die Danainae, zu denen der amerikanische Monarchfalter gehört, haben allerdings detoxifizierende Mechanismen entwickeln können und leben ausschließlich auf herzglykosidreichen *Asclepias*-Arten. Sie reichern die gefressenen Herzglykoside an und sind so gegenüber Vögeln als ihren natürlichen Feinden geschützt.

Charakteristisch für die Familie sind andere steroide Verbindungen. Diese «**Asclepiadaceen-Bitterstoffe**» vom Typ des Condurangins (aus *Marsdenia cundurango*) oder Vincetoxins aus *Vincetoxicum hirundinaria* (= *Cynanchum vincetoxicum*), der – einzig einheimischen – Schwalbenwurz sind Polyhydroxypregnane, die mit Säuren (z. B.



Condurangin-
Grundgerüst



Abb. 118: Gentianaceae. A gedrehte Knospenlage bei *Centaurium* spec. (nach Syllabus, veränd.); B Blüte von *Gentiana lutea* (nach KÖHLER). C *Centaurium erythraea* (aus Kosmos.)

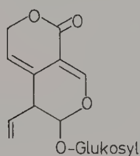
Zimtsäure) verestert und mit Zuckern glykosidisch verbunden sind. Diese «Esterglykoside» besitzen Saponineigenschaften und liegen als Gemische nicht sehr beständiger Verbindungen in den Pflanzen vor.

5. *Familie:* **Gentianaceae** (1100), Enziangewächse (Abb. 118), mit vorwiegend krautigen Pflanzen, deren Blätter wie bei den vorhergehenden Gentianales-Familien gegenständig und ungeteilt sind; Nebenblätter fehlen jedoch. Die Leitbündel zeigen bikollateralen Bau. Gedrehte Knospenlage (Abb. 118) ist für die sympetale Krone bezeichnend. Die meist einfächrigen Fruchtknoten mit zahlreichen Samenanlagen entwickeln sich zu Kapselfrüchten.

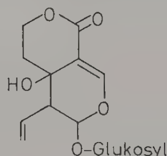
Bei uns kommen ca. 30 einheimische Arten vor, die neben *Centaurium* vor allem den Gattungen *Gentiana* und *Gentianella* (Enzian) angehören.

Ihres bitteren Geschmackes wegen werden manche heimischen Enziangewächse noch heute als Bitterdrogen («Amara») oder zur Bereitung von Kräuterschnäpsen gern verwendet, insbesondere Enzian-Arten wie *Gentiana lutea* oder das Tausendgüldenkraut *Centaurium erythraea*. Außerhalb des europäischen Arzneischatzes liefern auch *Swertia*-Arten geschätzte «Bittermittel» (Chirettakraut).

Die Struktur der in diesen Drogen enthaltenen **Bitterstoffe** ist nicht in allen Fällen aufgeklärt, die Mehrzahl von ihnen gehört jedoch biogenetisch betrachtet zu den



Gentiopikrosid



Swertiamarin

Terpenoiden. Die einfacheren Vertreter wie das Gentiopikrosid oder das Swertiamarin sind glykosidischer Bindung vorliegende Seco-Iridoide mit relativ geringen Bitterwerten. Werden derartige Glykoside über eine OH-Gruppe des Zuckers mit Tri- (oder Di-)hydroxy-diphenylcarbonsäuren verestert, so wird die Bitterwirkung um ein Vielfaches potenziert. Derartige Acylglykoside vom Typ des Amarogentins sind, obwohl nur in geringen Konzentrationen vorkommend, ausschlaggebend für den intensiven Bittergeschmack der Gentianaceen und Gentianaceen-Drogen und gehören zu den bittersten Substanzen, die wir kennen. Auch der in den Gentianales weit verbreitete Bitterstoff Loganin kommt hier vor.

Von den Gentianaceen unterscheidet sich die vielleicht nah verwandte und ebenfalls bitterstoffführende

6. *Familie:* **Menyanthaceae** (40) embryologisch, morphologisch (wechselständige Blätter) und anatomisch (kein intraxyläres Phloem). Einheimisch sind die Schwimmblattpflanze *Nymphoides peltata* (Seekanne) und – in nährstoffarmen Sümpfen – der Bitterklee *Menyanthes trifoliata*, dessen Blätter als Bitterstoffdroge genutzt werden.

Arznei- und Nutzpflanzen der Gentianales.

Loganiaceae. *Strychnos nux-vomica* L. (Semen Strychni, Strychnin), *S. toxifera* u. a. Arten (Curare, C-Toxiferin).

Rubiaceae. *Cinchona*-Arten (Cortex Chinae, Chinin, Chinidin u. a. Alkaloide), *Cephaëlis*-Arten (Radix Ipecacuanhae), *Galium odoratum* (L.) Scop. (Herba Asperulae), *Pausinystalia yohimba* (K. Schum.) Pierre (Cortex Yohimbe; Yohimbin). *Coffea arabica* L., *C. canephora* Pierre, *C. liberica* Bull. u. a. Arten (Semen Coffeae, Kaffee, Coffea tosta = Kaffeekohle). *Rubia tinctorum* L. (Radix Rubiae tinctorum; Extr.).

Apocynaceae. *Aspidosperma quebracho-blanco* Schlecht. (Cortex Quebracho), *Catharanthus* (*Vinca*)-Arten («Vinca»-Alkaloide: Vincaleucoblastin, Vincristin), *Rauvolfia*-Arten (Radix Rauwolfiae; Reserpin u. a. Alkaloide), *Nerium oleander* L. (Digitaloide), *Strophanthus*-Arten (Digitaloide), *Thevetia peruviana* (Digitaloide), *Vinca minor* L. (Vincamin, Extr.).

Asclepiadaceae. *Marsdenia cundurango* Reichb. (Cortex Condurango).

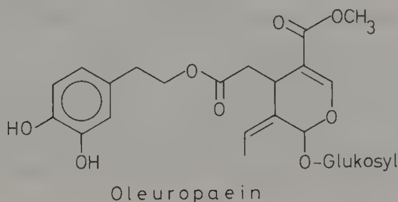
Gentianaceae. *Centaurium erythraea* Rafn. (Herba Centaurii). *Gentiana lutea* L. (Radix Gentianae), *Swertia chirata* Buch.-Ham. ex Wall. (Folia Swertiae).

Menyanthaceae. *Menyanthes trifoliata* L. (Folia Trifolii fibrini).

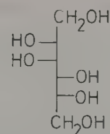
6. Ordnung: Oleales. Einzige Familie: Oleaceae (600).

Es handelt sich um Holzpflanzen mit radiären, fast immer 4-zähligen Blüten, deren Staubblatt- und Fruchtblattkreise auf je 2 Organe reduziert sind. Der Fruchtknoten ist oberständig. Im übrigen vgl. den Bauplan S. 258 und Abb. 119.

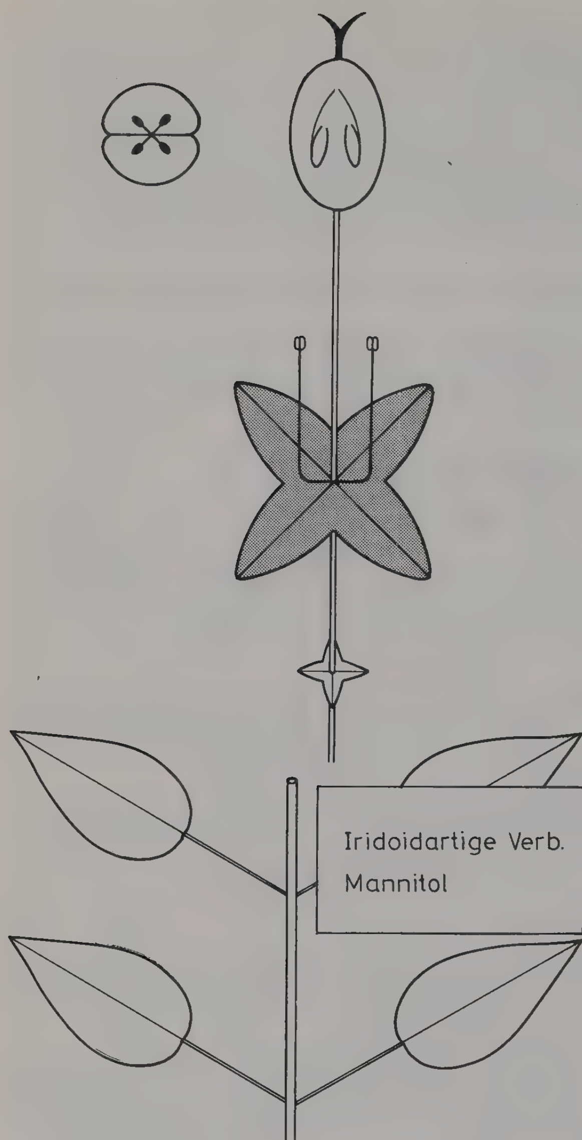
Iridoidartige Verbindungen kommen verbreitet vor, darunter das secoiridoide Oleuropaein, das vermutlich blutdrucksenkende Prinzip der Olivenblätter; von chemotaxonomischem Interesse ist der Nachweis von *China*-Alkaloiden (Hauptalkaloid Cinchonidin) in den Ölbaumblättern. Die meisten Oleaceen speichern reichlich **Mannitol;** zur Hauptsache aus Mannitol besteht auch die Manna, der eingetrocknete Siebröhren-Blutungssaft der submediterranen Mannaesche, *Fraxinus ornus*. Während die Manna-



Oleuropaein



D-Mannitol



G: (2), zweifächerig synkarp. Wechselnde Zahl von Samenanlagen pro Fach, bei den Unterfam. Oleoideae *(Fraxinus, Olea, Ligustrum, Syringa)* dagegen immer 2.
Samenanlagen anatrop. tenuinucellat, unitegmisch.

A: meist 2, selten noch 4, z. T. der Kronröhre eingefügt.

C: meist 4, verwachsen.

K: meist 4, klein.

Blü: tetrazyklisch und 4-zählig.

Bl: meist gegenständig, einfach oder gefiedert, ohne Nebenblätter.

Pfl: Holzpflanzen.

Bauplan der Oleales

esche noch relativ auffällige, durch Insekten bestäubte Blüten trägt, ist die einheimische, windblütige Esche (*Fraxinus excelsior*) völlig apetal.

Der Ölbaum *Olea europaea* wird im Mediterrangebiet viel gepflanzt zur Gewinnung von Oliven und Olivenöl, das aus dem fleischigen Mesokarp gepreßt wird.

Zur Familie gehören ferner einige bekannte, z. T. sehr frühblühende Ziergehölze: *Jasminum,* aus dessen Blüten das ätherische Jasminöl der Parfumindustrie gewonnen wird, *Forsythia, Syringa* (Flieder), *Ligustrum* und *Phillyrea* (die mediterrane Steinlinde).



Abb. 119: Oleaceae. A–C *Olea europaea* (Ölbaum): fruchtender Sproß (⅖ ×), Blüte (vergr.) und Frucht längs, Steinkern freigelegt (1 ×). D Blüte von *Fraxinus ornus* (vergr.). (A nach FIRBAS; B, C aus HEGI; D nach KARSTEN.)

Hier sind möglicherweise auch die **Buddlejaceae** (noch 4 Staubblätter) mit dem Zierstrauch *Buddleja,* dem gern von Schmetterlingen besuchten Sommerflieder, anzuschließen; serologische Ergebnisse betonen dagegen engere Beziehungen zu den Scrophulariaceae.

Arznei- und Nutzpflanzen der Oleales

Oleaceae. *Fraxinus excelsior* L. (Folia Fraxini), *F. ornus* L. (Manna), *Olea europaea* L. *ssp. europaea* (Oleum Olivarum, Olivenöl; Folia Oleae; Extr.; Olivenfrüchte; Olivenholz).

Literatur Cornidae

BAAS, P.: The wood anatomical range in *Ilex* (Aquifoliaceae) and its ecological and phylogenetic significance. Blumea 21: 193–258, 1973.

BATE-SMITH, E. C., I. K. FERGUSON, K. HUTSON, S. R. JENSEN, B. J. NIELSEN and T. SWAIN: Phytochemical interrelationships in the Cornaceae. Biochem. Syst. Ecol. 3: 79–89, 1975.

BRUNNER, F. and D. E. FAIRBROTHERS: A comparative serological investigation within the Cornales. Serol. Mus. Bull. 53: 2–5, 1978.

CLARKE, G.: Pollen morphology and generic relationships in the Valerianaceae. Grana 17: 61–75, 1978.

DARWIN, ST. P.: The subfamilial, tribal and subtribal nomenclature of the Rubiaceae. Taxon 27: 159–185, 1976.

DE BUHR, L. E.: Phylogenetic relationships of the Sarraceniaceae. Taxon 24: 297–306, 1975.

EL-NAGGAR, L. J. and J. L. BEAL: Iridoids. A review. J. Nat. Prod. 43: 649–707, 1980.

GREGER, J. und D. ERNET: Flavonoide und Systematik der Valerianaceae. Naturwiss. 58: 416–417, 1971.

Goldblatt, P.: A contribution to cytology in Cornales. Ann. Missouri Bot. Gard. 65: 650–655, 1979.

Grund, C. and U. Jensen: Systematic relationships of the Saxifragales revealed by serological characteristics of seed proteins. Plant Syst. Evol. 137: 1–22, 1981.

Harborne, J. B. and C. A. Williams: A chemotaxonomic survey of flavonoids and simple phenols in leaves of the Ericaceae. J. Linn. Soc. Bot. 66: 37–54, 1973.

Harborne, J. B. and P. S. Green: A chemotaxonomic survey of flavonoids in the leaves of the Oleaceae. Bot. J. Linn. Soc. 81: 155–167, 1980.

Hillebrand, G. R. and D. E. Fairbrothers: Serological investigation of the systematic position of the Caprifoliaceae I. Correspondence with selected Rubiaceae and Cornaceae. Amer. J. Bot. 57: 810–815, 1970.

Hohn, M. E. and W. G. Meinschein: Seed oil fatty acids: Evolutionary significance in the Nyssaceae and Cornaceae. Biochem. Syst. Ecol. 4: 193–199, 1976.

Huber, H.: Die Verwandtschaftsverhältnisse der Rosifloren. Mitt. Bot. Staatssamm. München 5: 1–48, 1963.

Jensen, S. R., B. J. Nielsen and R. Dahlgren: Iridoid compounds, their occurrence and systematic importance in angiosperms. Bot. Not. 128: 148–180, 1975.

Kaplan, M. A. C. and O. R. Gottlieb: Iridoids as systematic markers in dicotyledons. Biochem. Syst. Ecol. 10: 329–347, 1982.

Lee, Y. S. and D. E. Fairbrothers: Serological approaches to the systematics of the Rubiaceae and related families. Taxon 27: 159–185, 1978.

Levin, D. A. and Jr. B. M. York: The toxicity of plant alkaloids: An ecogeographic perspective. Biochem. Syst. Ecol. 6: 61–76, 1978.

McKey, D.: Origins of novel alkaloid types: A mechanism for rapid phenotypic evolution of plant secondary compounds. Am. Nat. 115: 754–759, 1980.

Piechura, J. E. and D. E. Fairbrothers: The use of protein-serological characters in the systematics of the family Oleaceae. Amer. J. Bot. 70: 780–789, 1983.

Sticher, O.: Plant mono- and sesquiterpenoids with pharmacological or therapeutical activity. In: Wagner, H., P. Wolff (eds) New natural products and plant drugs with pharmacological, biological or therapeutical activity. Springer-Verl., Berlin, Heidelberg, New York 137–176, 1977.

Tiaga, Y. C. and S. Kshetrapal: Studies on the floral anatomy, evolution of the gynoecium and relationships of the family Loganiaceae. Adv. Plant Morph. 408–416, 1974.

Weberling, F.: Beiträge zur Morphologie der Rubiaceen-Infloreszenzen. Ber. Deutsch. Bot. Ges. 90: 191–209, 1977.

Unterklasse: Lamiidae (≙ Tubiflorae s. l)

Die Unterklasse Lamiidae schließt eng an die Cornidae an und wird wie jene durch die Fähigkeit zur Biosynthese **iridoider Verbindungen** gekennzeichnet. Iridoidartige Verbindungen sind für einige Familien (Scrophulariaceae, Verbenaceae, Lamiaceae) in großer Mannigfaltigkeit nachgewiesen, scheinen in anderen jedoch gänzlich zu fehlen (z. B. Solanaceae, Convolvulaceae, Cuscutaceae, Boraginaceae, Polemoniaceae). Die für manche Cornidae, insbesondere Gentianales besonders typischen Seco-Iridoide sind allerdings bis heute in keiner tubifloren Pflanze festgestellt worden.

Ein weiteres interessantes chemisches Merkmal ist das verbreitete Vorkommen des Trisaccharids **Planteose** in den Samen. Falls die Vermutung richtig ist, daß der Erwerb solcher Enzyme, die die Umwandlung der in die Samen gelangenden ubiquitären Oligosaccharide in Planteose vollziehen, nur einmalig in der Phylogenese erworben ist, würde das (1) die phylogenetische Einheitlichkeit der Tubiflorae (inkl. Solanales) und (2) die engen phylogenetischen Beziehungen zu den Cornidae unterstreichen; zur Verbreitung des Vorkommens von Planteose vgl. Abb. 120.

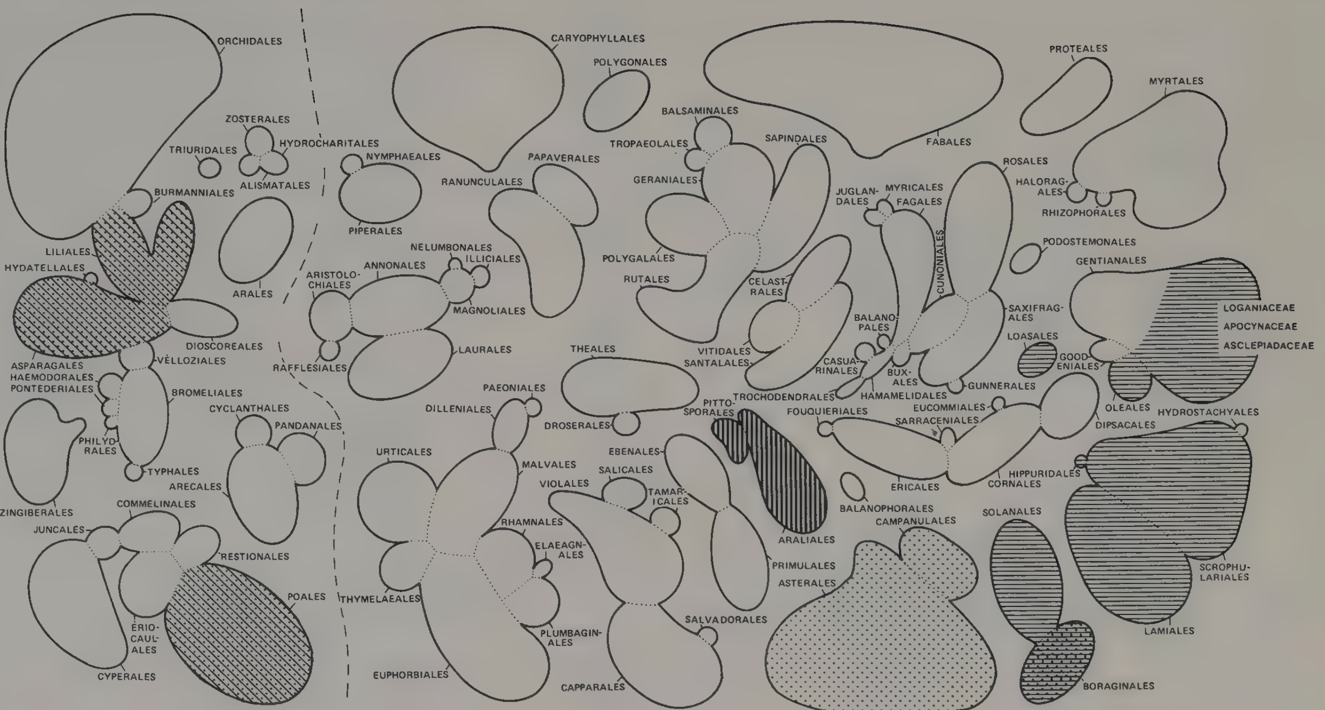
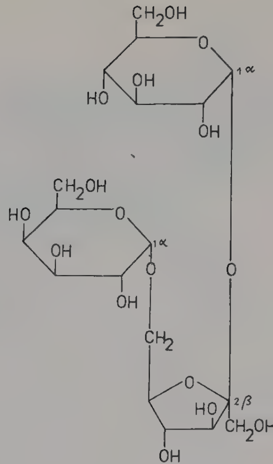


Abb. 120: Verbreitung häufigerer Oligosaccharide bei Angiospermen. Stammbaum-Schnitt nach DAHLGREN. (Nach KANDLER u. HOPF.)



Planteose

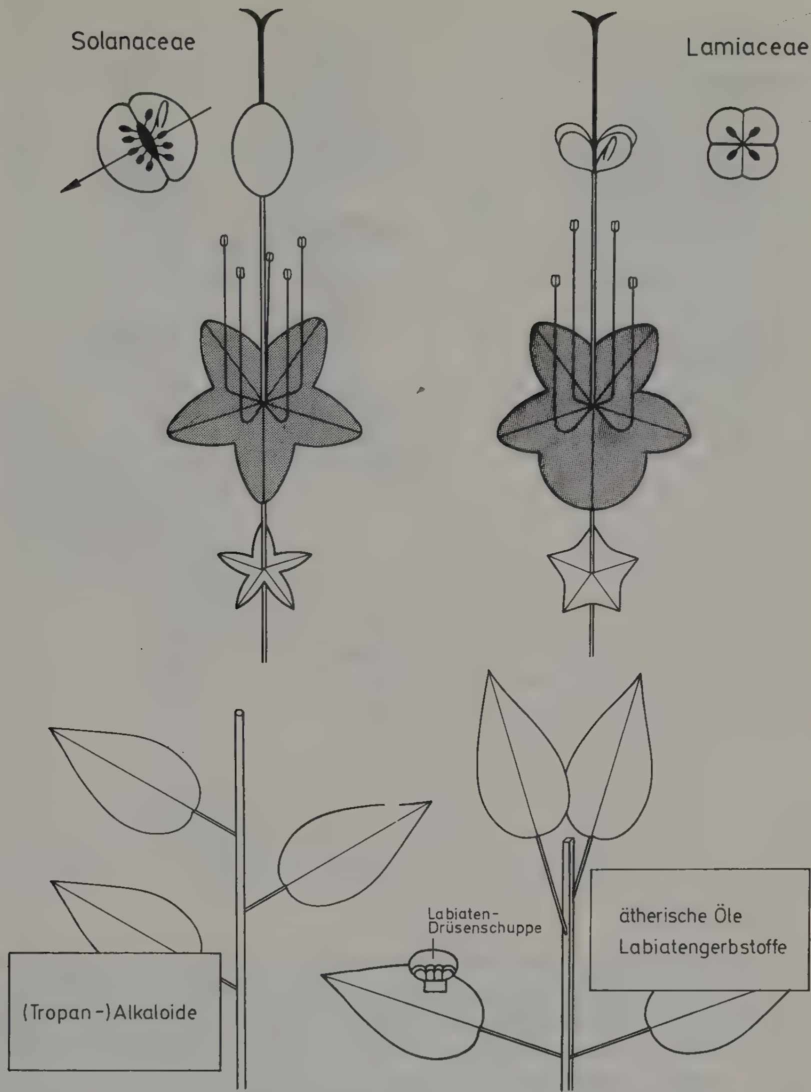
Während bei den Cornidae abgeleitete Merkmale zwar nicht selten waren, hat sich erst bei den Lamiidae eine typisch abgeleitete Merkmalskombination durchgehend durchgesetzt:

- Blütenkronblätter verwachsen (Sympetalie)
- Blüten tetrazyklisch, d. h. Staubblätter bis auf einen (episepalen) Kreis reduziert. Ihre Filamente sind basal mit der Kronröhre verwachsen. Die 5 Staubblätter radiärer Blüten im Falle von Zygomorphie auf 4 reduziert; in Einzelfällen noch geringere Anzahl.
- Fruchtblätter auf 2 reduziert
- Samenanlagen tenuinucellat und unitegmisch
- Procyanidine fehlen

In vielen Familien kann eine Akkumulation physiologisch starkwirkender oder in anderer Weise auffälliger (Geruch!) Verbindungen beobachtet werden. Iridoide, Alkaloide, ätherische Öle, Bitterstoffe oder Cardenolide seien als die wichtigsten Wirkstoffgruppen hier genannt. Aus diesem Grunde stellen die Tubifloren – wie schon die Gentianales – eine Vielzahl bekannter Arznei- und Giftpflanzen.

Bei den Tubiflorae s. l. handelt es sich vorwiegend um Kräuter, deren wechselständige (vielfach, z. B. bei Solanaceae) oder dekussiert gegenständige Blätter (Lamiaceae) keine Nebenblätter tragen. Ihre Blüten sind durch viele gemeinsame, abgeleitete Merkmale gekennzeichnet (s. o.). Der oberständige Fruchtknoten ist in der Regel aus 2 (und zwar medianen, nur bei den Solanaceae schräg gestellten) Karpellen verwachsen, entweder mit vielen Samenanlagen oder weniger (meist 4), dann häufig durch eine falsche Scheidewand 4 einsamige Spalt-Bruchfrüchte bildend («Klausen», insbesondere bei Boraginaceae und Lamiaceae). Weiteres entnehme man den Bauplänen der Solanaceae und Lamiaceae (S. 263) und dem Text zu den einzelnen Familien.

Die taxonomische Gliederung der Lamiidae wird unterschiedlich gehandhabt. Im allgemeinen werden sie in Ordnungen wie Solanales, Boraginales, Scrophulariales und Lamiales aufgetrennt. Allerdings ist sowohl der Umfang der einzelnen Ordnungen wie auch ihre Stellung im System strittig (man vergleiche etwa die unterschiedlich gefaßten Ordnungen in den neuesten Systementwürfen von Ehrendorfer (im Strasburger'schen Lehrbuch), Cronquist oder Takhtajan!).



Bauplan der Tubiflorae s. l., stellvertretend durch 2 besonders unterschiedliche Familien dargestellt; vgl. im übrigen die Tab. 8 und den Text bei den einzelnen Familien.

Deswegen haben wir für die Zwecke unseres Lehrbuches auf eine Gliederung in Überordnungen und Ordnungen ganz verzichtet (zur Orientierung siehe aber Tab. 8) und beschränken uns auf die Beschreibung der 5 für uns wichtigsten Familien:

1. Solanaceae
2. Convolvulaceae
3. Boraginaceae
4. Scrophulariaceae
5. Lamiaceae

Sie umfassen 80% der einheimischen Tubifloren-Arten. Die wichtigsten Unterscheidungsmerkmale sind in Tab. 8 zusammengestellt.

Tab. 8: Übersicht über die 5 wichtigsten Familien der Tubiflorae s.l. samt ihren auffälligsten Unterscheidungsmerkmalen

	Solanaceae	Convolvulaceae	Boraginaceae	Scrophulariaceae	Lamiaceae
Leitbündel	bikollateral	bikollateral	kollateral	kollateral	kollateral
Blattstellung	wechselständig	wechselständig	meist wechselständig	wechsel- oder gegenständig	kreuzgegenständig
Blütensymmetrie	radiär	radiär	± radiär	± zygomorph	zygomorph
Staubbl. meist	5	5	5	(5→) 4 (→2)	4 (→2)
Fruchtform meist	Kapsel, Beere	Kapsel	Klausenfrucht	Kapsel	Klausenfrucht
Samenanlagen im Ovar meist	∞	4	4	∞	4
ätherische Öle	–	–	–	–	++
Iridoidartige Verbindungen	–	–	–	+	+
verwandte Familien	Nolanaceae	Cuscutaceae	Polemoniaceae Hydrophyllaceae	Acanthaceae Bignoniaceae Gesneriaceae Lentibulariaceae Orobanchaceae Pedaliaceae Plantaginaceae	Verbenaceae
Ordnung	Solanales		Boraginales	Scrophulariales	Lamiales

1. *Familie:* **Solanaceae** (2300), Nachtschattengewächse. Das Hauptverbreitungsgebiet der Familie liegt in den Tropen und Subtropen. – Ein besonderes Kennzeichen der meist radiären, noch 5 Staubblätter enthaltenden Blüten sind die beiden verwachsenen, schräg zur Mediane gestellten Karpelle. Daraus entwickeln sich vielsamige Kapseln (z. B. bei *Hyoscyamus, Datura, Nicotiana, Petunia*) oder Beeren (z.B. *Atropa, Capsicum, Lycopersicon, Mandragora, Solanum*). Vgl. den Bauplan S. 263 und Abb. 121. Im chemischen Bereich sind die Nachtschatten-Gewächse durch Alkaloide aus der Ornithin- (z. T. auch Lysin-)Reihe, insbesondere Tropan-Alkaloide gut charakterisiert, so so daß man von einer typischen «Alkaloidfamilie» sprechen kann. Reichlich vorkommendes Calciumoxalat findet man häufig als Kristall«sand» (z. B. *Atropa, Nicotiana, Solanum*).

Die Alkaloide der Solanaceae:

Tropan-Alkaloide: Die in den Gattungen *Atropa* (Tollkirsche, *A. bella-donna*), *Datura* (Stechapfel, *D. stramonium*), *Hyoscyamus* (Bilsenkraut, *H. niger*), in *Duboisia, Mandragora* («Alraune»), *Scopolia, Solandra* und weiteren Gattungen nachgewiesenen basischen Verbindungen sind Ester des Tropan-3-ols (Tropin) und weiterer Mono-, Di- und Trihydroxytropane mit verschiedenen Säuren, insbesondere der Tropasäure, einer



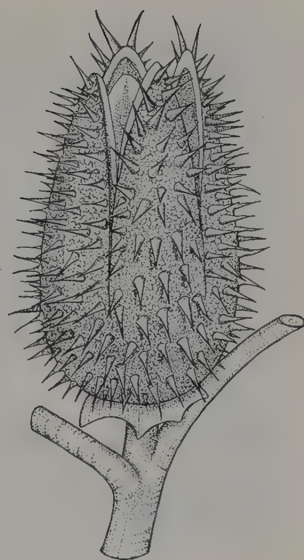
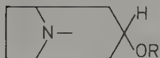


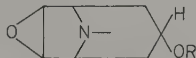
Abb. 121: Solanaceae: Sproß von *Atropa bella-donna* (Tollkirsche) mit Blüten und Beere (½ ×, Original) sowie Kapsel von *Datura stramonium* (Stechapfel, ca 1 ×, nach Karsten).



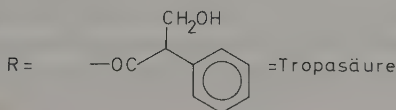
α-Phenyl-β-hydroxypropionsäure. Als Arzneimittel von Bedeutung sind L-Hyoscyamin, Atropin (das Racemat des Hyoscyamins) und Scopolamin (mit einer Epoxidbrücke zwischen den C-Atomen 6 und 7 des Tropanrings). Hyoscyamin und Atropin sind parasympatholytisch wirksame Substanzen und als Spasmolytica wichtige Arzneistoffe. Scopolamin besitzt zentral dämpfende Wirkungen, während die erstgenannten Alkaloide in höheren Dosen zentralerregende Wirkungen ausüben (Solanaceen-Drogen als «Halluzinogene», z. B. als Bestandteil der «Hexensalben» des Mittelalters).

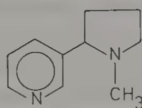


Hyoscyamin
Atropin

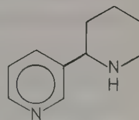


Scopolamin





Nicotin



Anabasin

Nicotin: Das in der Wurzel gebildete Pyridinalkaloid wird in den Blättern verschiedener *Nicotiana*-Arten in Mengen bis zu 10% akkumuliert. Es ist von einer Reihe strukturell ähnlicher Nebenalkaloide (Nornicotin, Anabasin u. a.) begleitet, die in manchen *Nicotiana*-Arten oder -Rassen auch den Hauptanteil des Alkaloidgemischs stellen können. Nicotin – ursprünglich als gattungsspezifischer Inhaltsstoff des Tabaks angesehen – wird im Pflanzenreich nicht selten angetroffen, meist jedoch in geringerer Menge als bei *Nicotiana* akkumuliert.

Das «Genußgift» Nicotin, das beim Rauchen des «Tabaks» in geringen Mengen vom Körper aufgenommen wird, ist als Reinsubstanz stark toxisch und wird als Schädlingsbekämpfungsmittel verwendet. Zur Bereitung von Tabak – ein Prozeß, der neben dem Trocknen der Blätter auch eine Fermentation und weitere, der Aromabildung dienende Vorgänge umfaßt – dienen überwiegend Blätter verschiedener Kulturrassen von *Nicotiana tabacum* (Heimat: Mittel- und Südamerika). Geringere Bedeutung besitzt *N. rustica* («Machorka»).

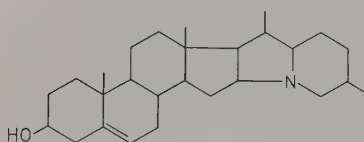
Steroidalkaloide: In *Solanum, Lycopersicon* und einigen weiteren Gattungen sind Pseudoalkaloide mit Saponineigenschaften häufig, deren N-haltige Steroidaglyka (C 27-Steroide der Cholestanreihe) mit Zuckern glykosidisch verknüpft sind. Solanin (Aglykon: Solanidin) und Tomatin sind bekannte Vertreter dieser Stoffklasse, die für die (relativ schwache) Giftigkeit mancher *Solanum*-Arten verantwortlich sind.

Mit den erwähnten Steroidalkaloiden als «basischen Saponinen» vergesellschaftet oder alternierend kommen auch neutrale Steroidsaponine vor (vgl. auch *Digitalis*, S. 274), deren Verbreitungsschwerpunkt ansonsten bei den Liliatae liegt.

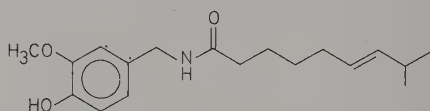
Solasodin, das in glykosidischer Bindung als Solasonin bzw. Solamargin in zahlreichen *Solanum*-Arten vorkommt, ist neben dem Diosgenin (s. S. 284) als Rohstoff für die partial-synthetische Steroidhormonsynthese interessant geworden; *Solanum laciniatum* und die tropischen Arten *S. marginatum* und *S. khasianum* sind aussichtsreiche Vertreter für einen planmäßigen Anbau zur Solasodingewinnung.

In einigen vorwiegend tropischen Solanaceen, z. B. *Solanum malacoxylon* oder *Cestrum diurnum* kommen wasserlösliche Steroidglykoside vom Typ des 1,25-Dihydroxycholecalciferols mit hoher Vitamin D-Wirkung vor.

In neuerer Zeit wurden als weitere C 27-Steroide in *Withania*-Arten Steroidlactone («Withanolide») gefunden.



Solanidin



Capsaicin

Als N-haltige Inhaltsstoffe der Früchte verschiedener *Capsicum*-Arten seien schließlich noch das Capsaicin (Vanillylamid einer 8-Methyl-nonen-6-säure) und strukturell ähnliche Verbindungen erwähnt, von denen das Capsaicin wegen seiner hyperämisierenden Wirkungen arzneilich genutzt wird. Capsaicinreiche Früchte von *Capsicum annuum* und *C. frutescens* (Chillies, Cayennepfeffer) dienen als Gewürz und sind auch als Arzneidrogen offizinell, während die Früchte capsaicinarmer Varietäten von *C. annuum* («Paprika») – oft mit hohem Vitamin-C-Gehalt – als Gemüse gegessen werden.

Ebenfalls süd- (-mittel)amerikanischer Herkunft sind die im 16. Jahrhundert nach Europa gelangte Kartoffel *Solanum tuberosum* sowie die Tomate *Lycopersicon esculentum*, die sich erst im

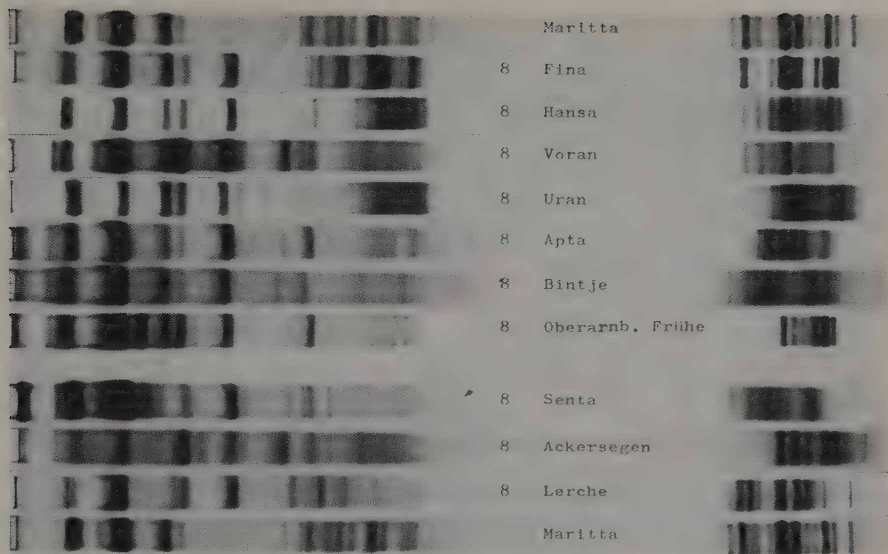


Abb. 122: Elektrophoretische Proteinspektren (links) und Esterasespektren (rechts) für 10 in Österreich zugelassene Kartoffelsorten aus der Elektropherogramm-Gruppe 8. Die Sorte *Maritta* dient als Bezugssystem. (aus: H. Stegemann u. V. Loeschcke: Index Europäischer Kartoffelsorten.)

letzten Jahrhundert auch bei uns allmählich einzubürgern begann. Aus dem tropischen Indien stammt dagegen die heute auch in Südeuropa angebaute Eierfrucht oder Aubergine von *Solanum melongena.*

Die Kartoffelknollen sind reich an Enzymen und Reserveproteinen. Die elektrophoretisch gewonnenen Proteinspektren sind für jede Kartoffelsorte typisch und dienen zu ihrer Identifizierung wie auch zur Registrierung im «Index Europäischer Kartoffelsorten» (Abb. 122).

Das Enzym Rubisco (s. S. 15) hat interessante Hinweise auch für die Evolution der Gattung *Nicotiana* geliefert. Das heutige Verbreitungsbild der *Nicotiana*-Arten sowie die Verbreitung der in der isoelektrischen Fokussierung nachgewiesenen Strukturtypen stützten die Wegenersche Kontinentalverschiebungstheorie und haben zu der folgenden Vorstellung geführt (vgl. dazu Abb. 123 und 124): (1) Entstehungszentrum der Gattung in Südamerika. (2) Genetische Aufspaltung führt zu reicher Artenmannigfaltigkeit mit Artenmannigfaltigkeit mit Ausbreitungstendenz nach Nordamerika. (3) Ausbreitung einer zumindest bezüglich der großen Untereinheit des Enzyms Rubisco einheitlichen Sippe nach Afrika und insbesondere nach Australien vor dem Auseinanderdriften der Kontinente über die antarktische Landbrücke; in Australien gibt es heute ca. 20 *Nicotiana*-Arten; außeraustralische Reste dieser ursprünglichen Sippe haben sich in einer endemischen afrikanischen (*N. africana*) und zwei auf der Südspitze Südamerikas endemischen (*N. noctiflora* und *N. petunioides*) Arten erhalten.

Die Herkunft des heute nicht mehr wild vorkommenden Tabaks *N. tabacum* war lange umstritten. Die Analyse des Rubisco hat auch hierfür entscheidende Gesichtspunkte beisteuern können. Während *N. sylvestris* als der eine Elter ziemlich sicher war, wurde als der zweite Elter *N. otophora* und *N. tomentosiformis* diskutiert. Die Analyse

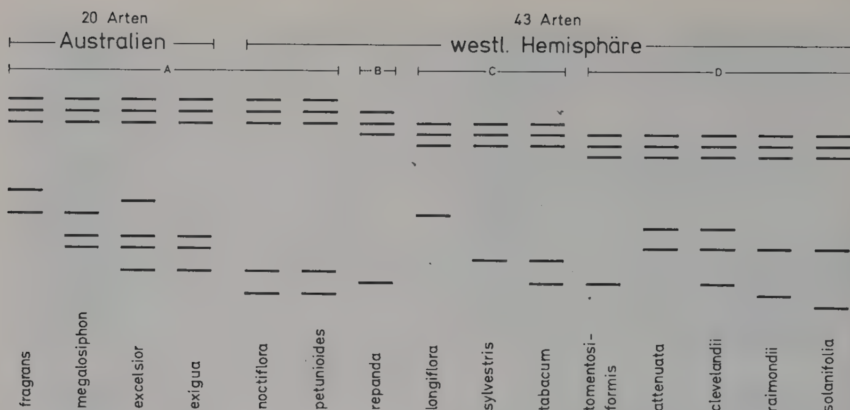


Abb. 123: Polypeptid-Muster der großen (oben) und kleinen (unten) Untereinheiten des F I-Proteins (= Rubisco) von 16 der insgesamt 63 Arten der Gattung *Nicotiana* nach Isoelektrofokussierung. Die große Untereinheit der australischen Arten (wie auch zweier südamerikanisch endemischer und einer afrikanischen Art) ist vom gleichen Typ; die große Untereinheit der Arten der westlichen Hemisphäre ergibt unterschiedliche Muster. (Nach WILDMAN, CHEN u. a.).

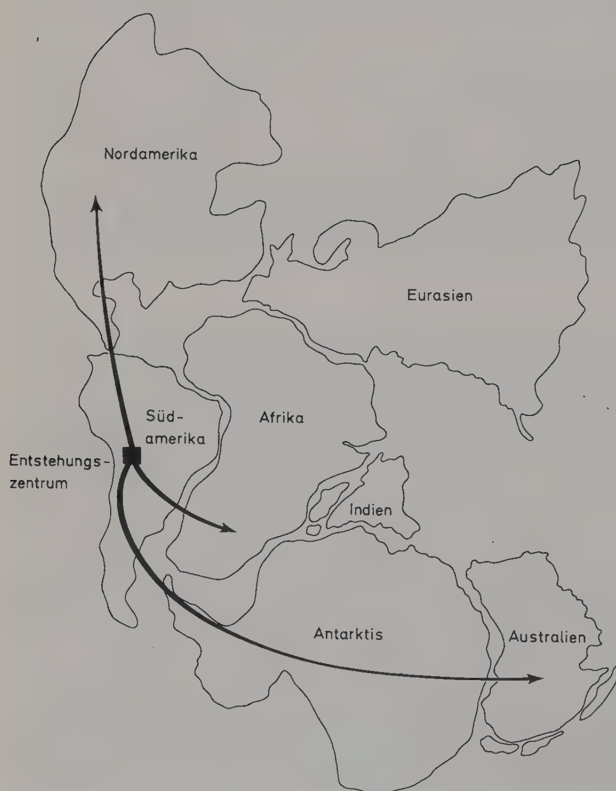
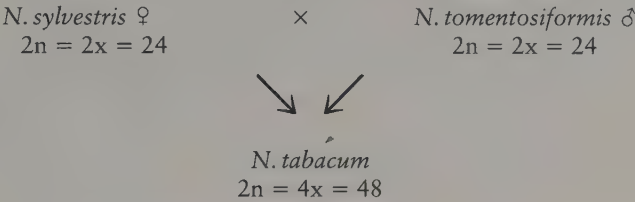


Abb. 124: Die Kontinente zur mittleren Kreidezeit (vor ca. 1 Mill. Jahren). Entstehungszentrum der Gattung *Nicotiana* und mutmaßliche Wanderungswege. (Nach GOODSPEED, WILDMAN, CHEN u. a.).

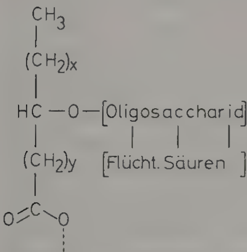
des Rubisco sowohl des allopolyploiden *N. tabacum* wie der drei genannten möglichen Elternarten zeigten eine Identität im Muster der großen Untereinheiten bei *N. tabacum* und *N. sylvestris,* während *N. otophora* und *N. tomentosiformis* davon verschieden waren. Folglich mußte *N. sylvestris* der mütterliche Elter sein (vgl. hierzu S. 15). *N. sylvestris* lieferte auch die Kern-DNA, die eine der beiden Polypeptide der kleinen Untereinheit des *N. tabacum*-Rubisco kodiert. Die zweite Bande kann nachweislich nicht von *N. otophora,* wohl aber von *N. tomentosiformis* stammen. Folglich dürfte die Tabakpflanze durch Hybridisierung und Polyploidisierung entstanden sein aus:



2. Familie: **Convolvulaceae** (1400), Windengewächse. Vorwiegend Schlingpflanzen der Tropen und Subtropen mit einfachen Blättern, bikollateralen Leitbündeln und großen, trichterförmigen Blüten (Knospenlage gedreht! vgl. Gentianales). Die Früchte sind (auffälligerweise meist 4-samige) Kapseln. Abb. 125!

Beziehungen zu den Solanaceae werden durch bikollaterale Leitbündel, im Bereich chemischer Merkmale durch Tropan-Alkaloide und durch das Fehlen von iridoidartigen Verbindungen, möglicherweise auch durch bestimmte Flavonoidgruppen-Spektren betont.

Die Tropinester-Alkaloide, bisher vorwiegend in *Convolvulus*-Arten nachgewiesen, dürften in der Familie ziemlich verbreitet sein. Interessant war der Nachweis anderer N-haltiger Verbindungen, nämlich von Lysergsäurederivaten in den Samen von *Rivea corymbosa* und einiger *Ipomoea*-Arten. Das erklärt die Wirkung der daraus zubereiteten



Bauprinzip der Glykoretine



Abb. 125: *Calystegia sepium* (Zaunwinde, Convolvulaceae), Sproß (⅓ ×; nach FIRBAS).

mexikanischen Zauberdroge «Ololiuqui». Bisher ist es der einzige Fund von Lysergsäureabkömmlingen in höheren Pflanzen (vgl. Mycophyta, S. 45)!

Ein charakteristisches Familienmerkmal sind die «Glykoretine». Diese stark laxierend wirkenden Harzkörper werden von der Mehrzahl der Convolvulaceen in sogenannten Milchsaftzellen akkumuliert.

Glykoretine sind Glykoside von Hydroxyfettsäuren (Kettenlänge C 12 bis C 16, auch miteinander verestert), in denen die OH-Gruppen der Zucker mit flüchtigen organischen Säuren verestert sind (Essig-, Propion-, Isobuttersäure und verschiedene C 5-Säuren).

Als Drogen werden unterirdische Organe verschiedener tropischer Convolvulaceae (*Ipomoea purga* u. a.) und die daraus durch Extraktion mit Äthanol gewonnenen Harze gebraucht. Auch in den (wenigen) einheimischen Windengewächsen, z. B. in *Convolvulus arvensis,* der Ackerwinde oder *Calystegia sepium,* der Zaunwinde, sind derartige Harzsubstanzen nachgewiesen worden.

Ipomoea batatas, die Süßkartoffel oder Batate, liefert mit ihren stärkereichen Knollen ein in tropischen Gebieten wichtiges Nahrungsmittel.

Die **Cuscutaceae** (170) mit der einzigen Gattung *Cuscuta* (Teufelszwirn, Kleeseide), wurzel- und blattlose Pflanzenparasiten, werden vielfach auch als Unterfamilie der Convolvulaceae aufgefaßt.

Arznei- und Nutzpflanzen der Solanales

Solanaceae. *Atropa bella-donna* L. (Folia, Radix Belladonnae; Extr.; Atropin), *Capsicum annuum* L. (Paprika; Fructus Capsici; Extr.), *C. frutescens* L. (Chillies, Cayennepfeffer, Fructus Capsici acer; Extr.; Capsaicin), *Datura stramonium* L. (Folia, Semen Stramonii), *Hyoscyamus niger* L. (Folia Hyoscyami), *Duboisia aromatica* (*D. myoporoides*) R.Br. und *Scopolia carniolica* Jaqu. (Extr.; Atropin, Hyoscyamin, z. T. auch Scopolamin), *Lycopersicon esculentum* Mill. (Tomate), *Nicotiana rustica* L. (Bauerntabak), *N. tabacum* L. (Tabak; Nicotin; Extr.), *Solanum*-Arten (Extr.; Solanin), *S. dulcamara* L. (Stipites Dulcamarae), *S. melongena* L. (Aubergine), *S. tuberosum* L. (Kartoffel; Amylum Solani).

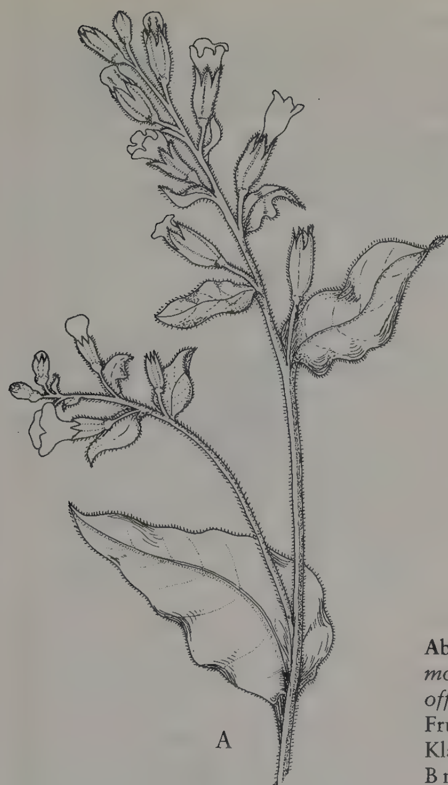
Convolvulaceae. *Convolvulus scammonia* L. (Radix und Resina Scammonia), *Ipomoea purga* (Wender.) Hayne (Tubera und Resina Jalapae), *I. batatas* (L.) Lam. (Batate = Süßkartoffel), *I. tricolor* Cav. (= *I. violacea*) und *Rivea corymbosa* (L.) Hall. (Trichterwinden, Samen mit Lysergsäureamid).

3. *Familie:* **Boraginaceae** (2000), Rauhblattgewächse. Kennzeichnend ist die starke Ausbildung von Borstenhaaren, deren Wände durch Einlagerungen von SiO_2 und/oder $CaCO_3$ versteift sind. $CaCO_3$ findet sich auch als Cystolithen in den Haarbasen oder in Epidermiszellen. Die zuweilen schwach zygomorphen (*Lycopsis, Echium*) Blüten stehen in charakteristischen «Schraubeln» (Abb. 126); aus dem zweiblättrigen, oberständigen Fruchtknoten entwickeln sich durch Ausbildung einer falschen Scheidewand 4 einsamige «Klausenfrüchtchen». Sie unterscheiden sich von den Klausen der Lamiaceae durch die aufwärts gerichtete Mikropyle der Samenanlagen und damit auch der Radicula (Abb. 126). Die einheimischen Vertreter sind krautig mit wechselständigen, ungeteilten Blättern.

Wichtige Inhaltsstoffe:

Die Boraginaceae zeichnen sich nach den bisher vorliegenden, lückenhaften Kenntnissen durch eine ausgesprochene Mineralisierungstendenz aus (sogar lösliche Kieselsäure kommt z. B. in *Pulmonaria,* dem Lungenkraut viel vor, das früher als Kieselsäuredroge benutzt wurde), sodann durch das Vorkommen von «Boraginaceen»-Alkaloiden, Allantoin und Alkanna-Farbstoffen.

In denjenigen Unterfamilien, zu denen alle unsere einheimischen Arten gehören, kommen verbreitet **Pyrrolizidin-Esteralkaloide** (Ester von Necinbasen mit sog. «Necsäu-



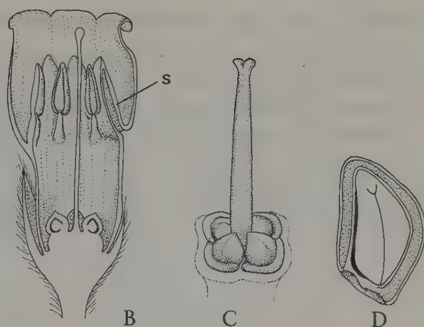


Abb. 126: Boraginaceae. A blühender Sproß von *Pulmonaria officinalis* (½ ×). B Blüte von *Symphytum officinale,* längs, mit s Schlundschuppen (ca. 3 ×). C Fruchtknoten von *Pulmonaria officinalis* (6 ×). D Klause von *Onosma visianii*, längs (8 ×). (A Original, B nach BAILLON, C nach FIRBAS, D nach WETTSTEIN.)

ren») mit z. T. hepatotoxischen und cancerogenen Wirkungen vor. Über die potentielle Toxizität insbesondere der *Symphytum*-Alkaloide bestehen kontroverse Auffassungen. Ähnliche Verbindungen sind von Asteraceae (*Senecio,* s. S. 197) und Fabaceae (*Crotalaria, Laburnum*) bekannt. Auch der gar nicht seltene, oft aber nur teilweise Ersatz von Speicherstärke durch inulinartige Fruktane deutet gewisse Übereinstimmungen mit Asteraceae an, ohne aber ein Ausdruck engerer Verwandtschaftsbeziehungen sein zu müssen.

Allantoin (Glyoxylsäurediureid) scheint eine bevorzugte Transport- und Speicherform des Stickstoffs zu sein. Wegen der dem Allantoin zugeschriebenen granulationsfördernden Wirkungen werden Boraginaceen als Wundheilmittel geschätzt, so z. B. *Symphytum officinale,* der Beinwell, bzw. daraus hergestellte Extrakte.

Verbreitet treten vor allem bei Pflanzen mit verdickter Pfahlwurzel **rote Farbstoffe** auf. Es handelt sich um labile Ester phenolischer Verbindungen, die vielfach erst beim Trocknen (aus farblosen Vorstufen?) entstehen. Das Alkannin der Wurzeln von *Alkanna tinctoria* ist ein Naphthochinonderivat, das als fettlöslicher Lebensmittelfarbstoff zugelassen ist.

Lithospermum ruderale und andere «Steinsamen»-Arten sind wegen der ihnen nachgesagten oestrogenen und antikonzeptionellen Wirkungen viel untersuchte Objekte. Möglicherweise sind phenolische Verbindungen – «Lithospermumsäure» und deren Derivate – das wirksame Prinzip.

Bekannte Vertreter sind *Echium* (Natternkopf), *Myosotis* (Vergißmeinnicht), *Pulmonaria* (Lungenkraut; Abb. 126 A) und *Symphytum* (Beinwell); der Boretsch, *Borago officinalis,* ist eine alte Gewürz- und Küchenpflanze.

Arznei- und Nutzpflanzen der Boraginales

Boraginaceae. *Alkanna tinctoria* (L.) TAUSCH (Radix Alkannae; Alkannin), *Borago officinalis* L. (Boretsch), *Lithospermum officinale* L. (Extr.), *Pulmonaria officinalis* agg. (Herba Pulmonariae), *Symphytum officinale* agg. (Radix Symphyti = R. Consolidæ; Extr.), *S.* x *uplandicum* NYM. («Comfrey», Futterpflanze, Blätter auch als Diätetikum).

4. *Familie:* **Scrophulariaceae** (3000), Rachenblütler, bei denen die Tendenz zur zygomorphen Blüte besonders ausgeprägt ist. Hand in Hand damit reduziert sich auch

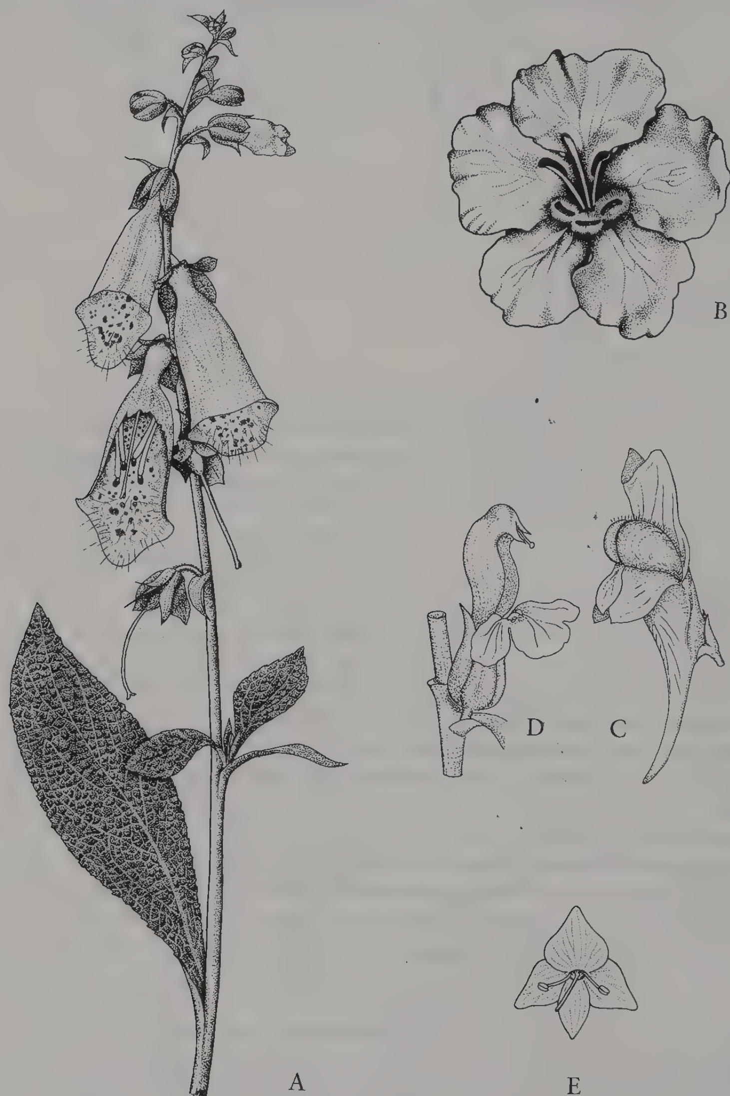


Abb. 127: Scrophulariaceae. A Blühender Sproß von *Digitalis purpurea*, Krone der untersten Blüte z. T. entfernt (½ ×). B *Verbascum phlomoides*, Blüte (1 ×). C *Linaria vulgaris*, Blüte (1,5 ×). D *Pedicularis palustris*, Blüte (1,6 ×). E *Veronica teucrium*, Blüte (1,5 ×). B nach KÖHLER; C, E nach FIRBAS, D nach BAILLON.)

in der Regel die Zahl der Staubblätter. Die Früchte sind durchweg vielsamige Kapseln. Blütenformel: K(5) [C(5) A5→2] G($\underline{2}$).

Die Abänderung der Blüte kann man an folgenden Pflanzen studieren (Abb. 127): Bei der Königskerze (*Verbascum*) ist die Krone noch fast radiär; eine gewisse Dorsiventralität deutet sich im 5-zähligen Androeceum mancher Arten an: 3 Filamente dicht wollig behaart, 2 Filamente ± kahl. Schon auffälliger zygomorph sind die Blüten der Braunwurz (*Scrophularia*) und des Fingerhutes (*Digitalis*); von den Staubblättern ist das mediane nur noch rudimentär als Schuppe vorhanden bzw. ganz ausgefallen. Deutlich lippenförmige Blüten haben die Halbschmarotzer Läusekraut (*Pedicularis*), Klappertopf (*Rhinanthus*), Augentrost (*Euphrasia*) und Wachtelweizen (*Melampyrum*). Beim Leinkraut (*Linaria*) und Löwenmäulchen (*Antirrhinum*) wird die Zygomorphie noch betont durch eine sporn- bzw. sackartige Ausstülpung der Kronröhre und «gaumen»artige Vorwölbung der Unterlippe, die den Eingang zur Kronröhre maskiert (die Scrophulariaceae werden auch zur Ordnung der Personatae gestellt; persona = Maske); in allen diesen Fällen sind 4 Staubblätter ausgebildet. Bei *Veronica,* dem Ehrenpreis schließlich ist die Krone 4-zählig und die Zahl der Staubblätter auf 2 reduziert.

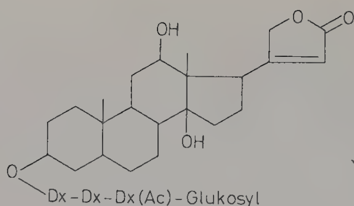
Für viele Scrophulariaceen sind iridoidartige Verbindungen bezeichnend; ihr Vorkommen ist seit langem bekannt und macht sich oft durch Schwarzfärbung der Blätter, z. B. beim Trocknen von *Melampyrum* und *Rhinanthus* bemerkbar.

Nur eine einzige Gattung wird durch eine Inhaltsstoffgruppe geprägt, die für den Menschen von besonderer Bedeutung ist: Die Gattung *Digitalis* (Fingerhut) mit etwa 26 Arten. Sie gehört wegen des Gehalts an **Cardenoliden** («Digitalis-Glykosiden»), die für die Behandlung der Herzinsuffizienz unentbehrlich sind, zu den bekanntesten Arznei- (und Gift-!)pflanzen überhaupt. Die Blattdrogen vorwiegend zweier Arten stehen dabei heute im Vordergrund: der rote Fingerhut (*D. purpurea*), in Mitteleuropa auf Waldlichtungen silikatreicher Standorte (mit subatlantischer Verbreitungstendenz) sowie vor allem der wollige Fingerhut (*D. lanata*) aus SO-Europa; der erste aus vorwiegend historischen Gründen, der zweite wegen des höheren Gehalts an herzwirksamen Glykosiden (bis zu 1% gegenüber ca. 0,3% bei *D. purpurea*), die außerdem infolge besserer Kristallisierbarkeit technisch leichter gewonnen werden können. Für den Anbau ist daher ausschließlich *D. lanata* von Bedeutung.

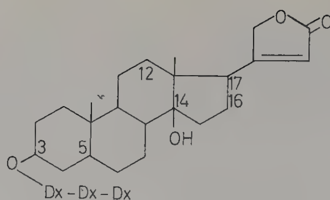
Bei den Digitalis-Glykosiden handelt es sich um verhältnismäßig labile Steroidglykoside mit einem charakteristischen 5-gliedrigen, einfach ungesättigten Lactonring (Butenolidring) am C 17 des Steroidgerüsts. Ihre Vielzahl ergibt sich durch die unterschiedliche Substitution am Aglykon und unterschiedliche Komponenten im Zuckeranteil. Auffällige Zucker sind wie bei den Strophanthusglykosiden auch hier Didesoxyhexosen, z. B. Digitoxose (Dx).

Die medizinische Bedeutung der Rohdrogen ist gering, da deren Glykosidzusammensetzung, genetisch sowie standortbedingt, erheblichen Schwankungen unterworfen ist. Ferner kann es auch während des Trocknungsprozesses nach der Ernte durch enzymatische Abspaltung von Zuckern zu Veränderungen einzelner Glykoside kommen (z. B. Umwandlung Primärglykosid → Sekundärglykosid). An Stelle der früher viel verordneten purpurea-Zubereitungen wird eine sinnvolle Therapie heute daher mit standardisierten Extrakten oder isolierten (z. T. partialsynthetisch abgewandelten) Reinsubstanzen betrieben.

Als Beispiele dieser wichtigen Arzneistoffe sind Lanatosid C (ein Primärglykosid aus *Digitalis lanata*) und Digitoxin (das seit langem bekannte Sekundärglykosid von *D. purpurea,* das durch Abspaltung der endständigen Glukose aus dem Purpureaglykosid A entsteht) formelmäßig dargestellt.



Lanatosid C



Digitoxin

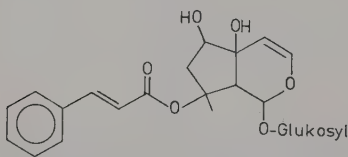
Die in der Familie vorkommenden Saponine (z. B. in den Blüten verschiedener *Verbascum*-Arten als expektorierend wirksamer Schleim- und Saponindroge) sind vermutlich triterpenoider Natur. Von den Digitalis-Saponinen, wie z. B. dem bekannten Digitonin, weiß man jedoch, daß sie interessanterweise Steroide sind (vgl. hierzu auch S. 102).

Eine Anzahl weiterer Familien lassen engere verwandtschaftliche Beziehungen zu den Scrophulariaceen erkennen:

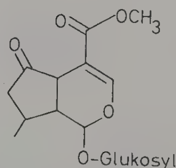
Zuerst seien zwei auch bei uns vorkommende Familien mit z. T. heterotropher Ernährungsweise (vgl. manche Scrophulariaceen!) erwähnt: die **Orobanchaceae** (150) mit der vollparasitischen Sommerwurz *Orobanche* sowie die **Lentibulariaceae** (300) mit den Insektivoren *Pinguicula* (Fettkraut) und *Utricularia* (Wasserschlauch).

In enger Bindung dürften auch folgende Familien tropisch-subtropischer Verbreitung stehen: **Acanthaceae** (2600) mit Merkmalen, die auch Beziehungen zu den Lamiaceae andeuten: Drüsenhaare, diterpenoide Bitterstoffe; viele Zimmerpflanzen, z. B. *Aphelandra, Beloperone.* – **Bignoniaceae** (800), mit dem hautirritierenden Naphthochinon Lapachol im Kernholz verschiedener Arten (auch von einigen Verbenaceen bekannt, chemisch dem bei Boraginaceen verbreiteten Alkannin ähnlich); *Catalpa*- (Trompetenbaum-) Arten als häufig gepflanzte Zierbäume. – **Gesneriaceae** (1800), zu denen bekannte Zierpflanzen gehören: *Sinningia speciosa,* die Gloxinie, und *Saintpaulia ionantha,* das Usambara-Veilchen. – **Pedaliaceae** (55) mit der Sesampflanze, *Sesamum indicum,* aus deren ölreichen Samen das Sesamöl gewonnen wird; das in ihm enthaltene Lignan Sesamin verstärkt synergistisch die insekticiden Wirkungen von Pyrethrum-Extrakten (vgl. *Chrysanthemum cinerariifolium,* Asteraceae). Die Wurzeln der südafrikanischen *Harpagophytum procumbens* («Teufelskralle») mit dem bitter schmeckenden Iridoidglykosid Harpagosid werden vielfach als «Allheilmittel», vor allem als Antirheumatikum angepriesen.

Schließlich sind hier auch die **Plantaginaceae** (260), Wegerichgewächse, anzuschließen mit – sekundär – anemogamen, unscheinbaren, in dichten Ähren stehenden Blüten; Blätter oft parallelnervig (z. B. *Plantago lanceolata* mit dem Iridoid Aucubin). Wegen der in Wasser stark quellenden Schleimepidermis werden die Samen oder auch nur die Samenschalen von *Plantago afra* (syn. *P. psyllium,* «Flohsamen») und anderer Arten als Laxans gebraucht. Wie bei den Lamiaceae ist das Trisaccharid Planteose ein für die Samen typischer Zucker, während in den unterirdischen Organen das Tetrasaccharid Stachyose gespeichert wird.



Harpagosid



Verbenalin

Arznei- und Nutzpflanzen der Scrophulariales

Scrophulariaceae. *Digitalis purpurea* L., *D. lanata* Ehrh. u. a. Arten (Folia Digitalis; Extr.; Digitaloide), *Gratiola*-Arten (Herba Gratiolae), *Verbascum*-Arten (Flores Verbasci), *Veronica officinalis* L. (Herba Veronicae).

Pedaliaceae. *Harpagophytum procumbens* (Burch) Dc. ex. Meissn. (Radix Harpagophyti, «Teufelskralle», Extr.), *Sesamum indicum* L. (Sesamöl).

Plantaginaceae. *Plantago lanceolata* L. (Herba Plantaginis), *P. afra* (syn. *P. psyllium* L.) (Semen, Testae Psyllii), weitere *Plantago*-Arten (Samen als Laxans).

Eine bereits eng mit den Lamiaceae verwandte und durch Übergänge mit ihr verbundene Familie sind die **Verbenaceae** (2600), die Eisenkrautgewächse.

Tectona grandis, der Teakbaum, liefert das Teakholz. Dieses wichtige Nutzholz verdankt seine Widerstandsfähigkeit gegen Termitenfraß und Pilzbefall neben dem Kieselsäuregehalt der Anwesenheit von Anthrachinonderivaten (z.B. Tectochinon = 2-Methylanthrachinon) und biogenetisch verwandten Naphthochinonen: Desoxylapachol ist aber auch die ekzemverursachende Komponente des Teakholzes. Iridoidartige Verbindungen sind verbreitet; das Verbenalin von *Verbena officinalis,* einer der wenigen Verbenaceen gemäßigter Klimabereiche, gehört zu den am längsten bekannten Naturstoffen dieser Art. Auch das Agnusid von *Vitex agnus-castus* («Keuschlamm») gehört strukturell dazu. Neuerdings sind Ecdysone, C-27-Steroide mit der Wirkung von Insektenhäutungshormonen, nachgewiesen.

Ätherische Öle, charakteristisches Merkmal der folgenden Familie, kommen auch bei einigen Verbenaceen bereits in größerer Menge vor, so z. B. in *Lippia triphylla* (*L. citriodora*), von der das «echte Verbenaöl» stammt.

5. *Familie:* **Lamiaceae** (3200), Lippenblütler (= Labiatae). Überwiegend krautige Pflanzen, die man an ihren d e k u s s i e r t g e g e n s t ä n d i g e n Blättern*, den 4-k a n t i g e n Stengeln und dem ätherischen Ölgeruch schon in vegetativem Zustand relativ leicht erkennen kann. Die Blüten stehen in blattachselständigen, dichten di- und monochasialen «Scheinquirlen» zusammen. Es sind typische Lippenblüten, deren Blütenkrone aus 2 (Oberlippe), bzw. 3 (Unterlippe) verwachsenen Petalen besteht; selbst der Kelch kann zweilippig sein. Die Staubblätter dieser extrem zygomorphen Blüten sind durch Ausfall des medianen nur noch in 4-Zahl (vgl. Scrophulariaceae) vorhanden, manchmal sogar noch weiter reduziert (*Rosmarinus, Salvia*). Der auch hier aus 2 Fruchtblättern gebildete Fruchtknoten ist durch falsche Scheidewände in 4 einsamige Fächer geteilt, aus denen sich die Klausenfrüchte entwickeln. Die 4-Teiligkeit des Fruchtknotens ist schon an blühenden Exemplaren von oben erkennbar. Im Gegensatz zu den Boraginaceen, die ebenfalls Klausen bilden, ist die Mikropyle und Radicula nach unten gekehrt (vgl. S. 270 und Abb. 128). Die übrigen Merkmale der Lamiaceae entnehme man dem Bauplan S. 263.

Wichtige Inhaltsstoffe:

Charakteristisch sind neben den ätherischen Ölen spezielle Bitterstoffe und Gerbstoffe.

Ätherisches Öl ist in Drüsenhaaren oder in charakteristischen Drüsenschuppen lokalisiert (Abb. 128 F); bei einigen Triben, z. B. Ajugeae, Marrubieae und Stachyeae überwiegen aber auch ölarme oder fast ölfreie Gattungen.

Als Bestandteile der ätherischen Öle herrschen Mono- und Sesquiterpene vor, während Phenylpropanderivate nur selten in größerer Menge gebildet werden. Die Variationsbreite in der Zusammensetzung der Öle ist jedoch groß und von verschiedenen Faktoren abhängig. Über das Auftreten «chemischer Rassen» ist wiederholt berichtet worden; vgl. dazu auch S. 11.

---

* deren Spaltöffnungsapparate vielfach – diacytisch – 2 Nebenzellen ausgebildet haben.

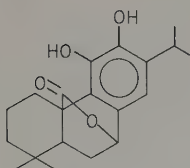


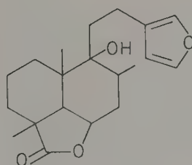
Abb. 128: Lamiaceae. A *Salvia officinalis,* blühender Sproß (ca. ½ ×). B–C *Thymus serpyllum,* Blüte, bei C Krone geöffnet (vergr.). D *Lamium maculatum,* Blütengrund längs mit (von außen nach innen) Kelch, Krone, Nektarium, Klausen mit Samenanlagen und Griffel (10 ×). E *Lamium album,* reife Klause längs mit großem Embryo (hell) (vergr.). F *Mentha* × *piperita,* Blatt quer; t Haaransätze, dsch Drüsenschuppe, dr Drüsenhaar, ep Epidermis, pl Palisadenparenchym, schp Schwammparenchym (vergr.). [A nach HALLIER; B, C nach KÖHLER (z. T. veränd.); D nach FIRBAS; E nach BAILLON; F nach TSCHIRCH.]

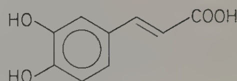
Bitterstoffe sind in der Familie nicht selten. Häufig sind es diterpenoide Verbindungen wie das Marrubiin (als Praemarrubiin in der frischen Pflanze) in *Marrubium vulgare,* dem Andorn oder das Carnosol (= Pikrosalvin) in *Salvia*-Arten. Sie können wie die ihnen biogenetisch verwandten isoprenoiden Verbindungen der ätherischen Öle auch in den Drüsenschuppen akkumuliert werden.

Polyphenole und **Gerbstoffe:** Neben iridoiden Verbindungen kommen Flavonoide verbreitet vor, so z. B. Diosmin (häufig in Kristallform), das auch in Arzneifertigpräparaten als «Venentherapeutikum» enthalten ist. Lipophile Flavonoide sind charakteristi-

sche Inhaltsstoffe der Blätter von *Orthosiphon aristatus,* dem Katzenbart, die unter der Bezeichnung «Indischer Nierentee» (die Pflanze stammt aber aus Indonesien) als Diuretikum gebräuchlich sind.







Carnosol | Marrubiin | Kaffeesäure

Weit verbreitet sind in der Familie die als «Labiatengerbstoffe» bezeichneten phenolischen Verbindungen. Sie sind Derivate (vielfach Depside) der Kaffeesäure wie z. B. die häufig gefundene Rosmarinsäure, ein Ester der Kaffeesäure mit Hydroxydihydrokaffeesäure. Möglicherweise sind antivirale Wirkungen, wie sie z. B. bei der äußerlichen Anwendung von Melissenextrakten neuerdings therapeutisch genutzt werden, auf derartige Verbindungen zurückzuführen.

Nicht selten wird Kieselsäure angereichert und Nitrat gespeichert. Als Reservekohlenhydrat tritt an die Stelle von Stärke in den unterirdischen Organen häufig das Tetrasaccharid Stachyose, während das Trisaccharid Planteose ein charakteristischer Samenzucker der Lamiaceae ist (vgl. die Ähnlichkeiten mit den Plantaginaceae).

Vornehmlich wegen der ätherischen Öle sind viele Lamiaceen Gewürz- oder Arzneipflanzen; bei äußerlicher Anwendung kommt auch die Wirkung der «Labiatengerbstoffe» zur Geltung. Wir erwähnen nur einige Beispiele:

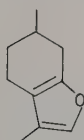
Lavandula, Lavendel: circa 7 Arten im Mittelmeerraum, die alle ein ätherisches Öl produzieren, dessen Zusammensetzung von Art zu Art schwankt. Das «echte» Lavendelöl stammt von *L. angustifolia* Mill. subsp. *angustifolia* (syn. *L. officinalis* Chaix; *L. vera* Dc.) und enthält neben freiem Linalool 30–60% Linalylacetat und nur geringe Mengen an Campher, Cineol und Borneol. Von *L. latifolia* (L. f.) Med. wird «Spiköl» – mit nur geringem Gehalt an Linalylacetat und mehr Campher und Cineol – gewonnen (vgl. Abb. 129). *Lavandula* × *intermedia,* eine Hybride zwischen beiden erwähnten Arten, liefert «Lavandinöl», in der Geruchsqualität und der Ölzusammensetzung zwischen den Ölen der Eltern liegend.

Salvia, Salbei: Unterschiedliche Zusammensetzung der Öle finden wir ebenfalls bei der Gattung *Salvia,* in der auch ölarme Arten, z. B. *S. pratensis,* vorkommen. Während bei den subsp. *officinalis* und *minor* von *S. officinalis* Thujon Hauptbestandteil des ätherischen Öls ist, liefert die subsp. *lavandulaefolia* (diese auch als eigene Art. *S. lavandulaefolia* Vahl abgetrennt) ein thujonfreies, cineolreiches Öl. Noch höher (bei geringem Thujongehalt) ist der Cineolanteil des Öls von *S. triloba,* dem «griechischen Salbei», der häufig im Handel anzutreffen und jetzt auch Arzneibuchdroge ist.

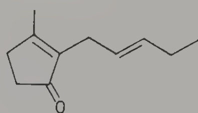
Mentha: Sehr unübersichtlich sind die taxonomischen Verhältnisse in der Gattung *Mentha* mit 15–30 Arten und zahlreichen Hybriden. *Mentha x piperita,* die Pfefferminze, führt ein mentholreiches Öl (~ 50% Menthol), dessen geruchliche Qualitäten von Begleitstoffen (z. B. Jasmon im erwünschten, Menthofuran im unerwünschten Sinne) und vom Anteil des mit Säuren veresterten Menthols («Estermenthol») abhängen. Die Pfefferminzblätter finden als Karminativum und Cholagogum (spasmolytische, antiseptische und galletreibende Wirkungen des ätherischen Öls), Menthol darüber

Abb. 129: Gaschromatogramm eines echten Lavendelöls (A) und eines Spiköls (B). (Original, F. ZURHEIDE). 1) Linalylacetat, 2) Linalool, 3) Cineol, 4) Campher, 5) Borneol.

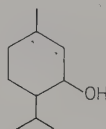
hinaus wegen seiner kühlenden und anästhesierenden Wirkungen auch in Einreibungen arzneiliche Verwendung.



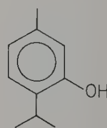
Menthofuran



Jasmon



Menthol



Thymol

Thymus: Einige Vertreter der umfangreichen Gattung liefern thymolreiche Öle. Wegen der ausgeprägt baktericiden Wirkung des Thymols sind Extrakte des Thymiankrauts (von *T. vulgaris*) oder das ätherische Öl (Oleum Thymi) Bestandteile von Hustenmedizinen oder antiseptischen Zubereitungen.

Arznei- und Nutzpflanzen der Lamiales

Verbenaceae. *Tectona grandis* L. f. (Teakholz), *Verbena officinalis* L. (Herba Verbenae), *Vitex agnus-castus* L. (Extr.).

Lamiaceae. *Galeopsis segetum* Neck. (Herba Galeopsidis), *Hyssopus officinalis* L. (Ysop, Herba Hyssopi), *Lamium album* L. (Flores Lamii albi), *Lavandula angustifolia* Mill. subsp. *angustifolia* (Flores, Oleum Lavandulae; Lavendelöl), *L. latifolia* (L. f.) Med. (Oleum Spicae, Spiköl), *Leonurus cardiaca* L. (Herba Leonuri, Extr.), *Lycopus europaeus* L. (Herba Lycopi, Extr.), *Marrubium vulgare* L. (Herba Marrubii), *Melissa officinalis* L. (Zitronenmelisse, Folia Melissae; Extr.), *Mentha* x *piperita* L. (Pfefferminze, Folia und Oleum Menthae piperitae; Menthol), *M. spicata var. crispa* (Folia Menthae crispae), *M. arvensis* L., var. *piperascens* Holm. (Japanisches Minzöl), *Ocimum basilicum* L. (Basilienkraut), *Origanum majorana* L. (syn. *Majorana hortensis* Moench) (Majoran, Herba Majoranae), *O. vulgare* L. u. a. Arten (Herba Origani; «Oregano»), *Orthosiphon aristatus* (Bl.) Miq. (Folia Orthosiphonis), *Pogostemon cablin* (Blanco) Benth. (Patschouli-Öl), *Rosmarinus officinalis* L. (Rosmarin, Folia, Oleum Rosmarini), *Salvia officinalis* L. (Salbei, Folia, Oleum Salviae), *S. triloba* L. f. (Griechischer Salbei, Folia Salviae trilobae), *Satureja hortensis* L. (Bohnenkraut), *Thymus vulgaris* L. (Herba, Oleum Thymi), *Th. serpyllum* agg. (Herba Serpylli).

Literatur Lamiidae

Dorner, W. G.: Antivirale Wirkung der Melisse. «Der Deutsche Apotheker» 35: 559, 1983.

El Gazzar, A. and L. Watson: A taxonomic study of Labiatae and related genera. New Phytol. 69: 451–486, 1970.

Gentry, A. H.: Coevolutionary patterns in Central American Bignoniaceae. Ann. Missouri Bot. Gard. 61: 728–759, 1974.

Hawkes, J. G., R. N. Lester and A. D. Skelding (eds.): The Biology and Taxonomy of the Solanaceae. Linn. Soc. Symp. ser. 7, 1979.

Heftmann, E.: Biogenesis of steroids in Solanaceae. Phytochemistry 22: 1843–1860, 1983.

Hegnauer, R. und P. Kooiman: Die systematische Bedeutung von iridoiden Inhaltsstoffen im Rahmen von Wettstein's Tubiflorae. Planta med. 33: 1–33, 1978.

Jurenitsch, J., M. David, F. Heresch und W. Kubelka: Nachweis und Identifizierung neuer Scharfstoffe in *Capsicum*-Früchten. Planta med. 36: 61–67, 1979.

Kandler, O. and H. Hopf: Occurrence, metabolism, and function of oligosaccharides. Biochem. of plants 3: 221–270. Academic Press. London, New York, 1980.

Kandler, O. and H. Hopf: Oligosaccharides based on sucrose. In: F. A. Loewus and W. Tanner (eds.) Encyclopedia of plant physiology, N. S., Carbohydrates, Vol. I. Springer-Verl., 1981.

Koch-Heitzmann, I. und W. Schultze: *Melissa officinalis,* eine alte Heilpflanze mit neuen therapeutischen Wirkungen. Dtsch. Apoth. Ztg. 124: 2137–2145, 1984.

Kooiman, P.: The occurrence of iridoid glycosides in the Verbenaceae. Acta Bot. Neerl. 24: 459–468, 1975.

Sengupta, S.: On the pollen morphology of Convolvulaceae, with special reference to taxonomy. Rev. Palaeobot. Palynol. 13: 157–212, 1972.

Smith, D. M., C. W. Glennie, J. B. Harborne and C. A. Williams: Flavonoid diversification in the Polemoniaceae. Syst. Ecol. 5: 107–115, 1977.

Van den Broucke, C. O.: The therapeutic value of *Thymus* species. Fitoterapia L IV 4: 1983.

Weber, H. Ch.: Zur Evolution des Parasitismus bei den Scrophulariaceae und Orobanchaceae. Plant. Syst. Evol. 136: 217–232, 1981.

---

2. Klasse. Liliatae (= Monocotyledoneae), einkeimblättrige Bedecktsamer (ca. 65 000)

Die einkeimblättrigen Pflanzen (Liliatae) haben sich bereits sehr früh von den zweikeimblättrigen (Magnoliatae) getrennt und unabhängig entwickelt. Ihre Entstehung läßt sich am ehesten aus Formen verstehen, die unter die heutigen Magnoliidae einzureihen wären; gerade in dieser Unterklasse der Dicotyledoneae kommen monocotylenartige Merkmalsausbildungen verschiedentlich vor:

- Manchmal nur 1 Keimblatt, sei es zufällig entstanden (*Ranunculus ficaria;* Ranunculaceae) oder experimentell erzeugt (*Eranthis hyemalis;* Ranunculaceae).
- Zerstreut angeordnete Leitbündel mit frühzeitigem Erlöschen der Kambiumtätigkeit findet man bei Nymphaeaceen, *Podophyllum* u. a.
- Homorrhizie ist bei krautigen Magnoliidae nicht selten.
- Dreizählige Blüten sind für etliche Magnoliidae charakteristisch und kommen z. B. vielen Vertretern der Annonaceen, Lauraceen, Berberidaceen und Cabombaceen (Nymphaeales) zu.
- Anatrem monocolpate Pollenkörner auch bei vielen Magnoliidae (sonst sind die Pollenkörner der Dicotyledonen meist triaperturat oder davon abgeleitet).
- Siebröhrenplastiden von monocotylen P-Typ sind auch für *Asarum* nachgewiesen worden.
- Ätherisches Öl führende Idioblasten (Einzelzellen), die für Zingiberaceen, Araceen und einige weitere monocotyle Familien charakteristisch sind, kommen unter den dicotylen Pflanzen fast nur bei den Magnolianae vor (vgl. S. 107).
- Auch unter den chemischen Merkmalen treten diese Beziehungen hervor: Sowohl bei den Liliatae als auch bei den Magnoliidae findet man nur cyanogene Glykoside vom Taxiphyllintyp (inkl. Triglochinin-Variante), d. h. solche Verbindungen, die sich vom Tyrosin ableiten.

Merkmale für die überwiegende Zahl der Liliatae sind – abgesehen von der Einkeimblättrigkeit, die im adulten Zustand nicht mehr festzustellen ist, – vor allem die

- Dreizähligkeit der Blüte
- Streifennervigkeit der Blätter
- Sekundäre Homorrhizie des Wurzelsystems
- Zerstreute Anordnung der Leitbündel im Sproß und das Fehlen echten sekundären Dickenwachstums.

Im übrigen wird auf die Merkmalsgegenüberstellung Magnoliatae-Liliatae auf S. 101 u. 102, die auch die chemischen Merkmale umfaßt, hingewiesen.

Die einkeimblättrigen Pflanzen teilen wir in 5 Unterklassen auf, nämlich in die Alismatidae, Liliidae, Zingiberidae, Commelinidae und Arecidae.

Literatur Liliatae

Burger, W. C.: The Piperales and the monocots – alternate hypotheses for the origin of monocotyledonous flowers. Bot. Rev. 43: 345–393, 1977.

Burger, W. C.: Heresy reviewed: the monocot theory of angiosperm origin. Evol. Theory 5: 189–225, 1981.

Clifford, H. T.: Quantitative studies of interrelationships amongst the Liliatae. Plant Syst. Evol. Suppl. 1: 77–95, 1977.

Clifford, H. T. and W. T. Williams: Interrelationships amongst the Liliatae: A graph theory approach. Aust. J. Bot. 28: 261–268, 1980.

Daghlian, C. P.: A review of the fossil record of monocotyledons. Bot. Rev. 47: 517–555, 1981.

Dahlgren, R. M. T., H. T. Clifford and P. F. Yeo: The families of the Monocotyledons. Structure, evolution and taxonomy. Springer-Verl., Berlin, Heidelberg, New York, Tokyo, 1985.

Dahlgren, R. and H. T. Clifford: The monocotyledons. A comparative study. Bot. Syst. 2. Academic Press, London, 1981.

Dahlgren, R. and F. N. Rasmussen: Monocotyledon evolution, characters and phylogenetic estimation. M. K. Hecht, B. Wallace and G. T. Prance (eds.) Evolutionary biology 16: 255–395, 1983.

Harris, P. J. and R. D. Hartley: Phenolic constituents of the cell walls of monocotyledons. Biochem. Syst. Evol. 8: 153–160, 1980.

Huber, H.: The treatment of the monocotyledons in an evolutionary system of classification. Plant Syst. Evol. Suppl. 1: 285–298, 1977.

Kaplan, D. R.: The problem of leaf morphology and evolution in the monocotyledons. Quart. Rev. Biol. 48: 437–457, 1973.

TOMLINSON, P. B.: Development of the stomatal complex as a taxonomic character in the monocotyledons. Taxon 23: 109–128, 1974.
WAGNER, P.: Vessel types of the monocotyledons: A survey. Bot. Not. 130: 383–402, 1977.

Unterklasse: Alismatidae (= Helobiae)

Die Alismatidae scheinen sich an die Nymphaeales der dicotylen Pflanzen am besten anschließen zu lassen. Insbesondere die nymphaeale *Cabomba* ähnelt durch ihre 3-zählige Blüte, helobiale Endospermbildung u. a. Merkmale manchen wasserbewohnenden Alismatidae. Einige ursprüngliche Merkmale nähern die Alismatidae darüberhinaus den Magnoliidae insgesamt, wobei das manchmal vielzählige (wenn auch komplex-polymere) Androeceum (z. B. bei *Sagittaria,* Abb. 130) und die oft chorikarpen Gynoeceen besonders auffallen.

Andererseits sieht man durch einige eher abgeleitete Merkmale neuerdings stärkere Beziehungen zu den Arales, z. B. durch:

- unbeblätterte Stengel ohne Tracheen
- trinukleate Pollenkörner
- kein Endosperm (oder Perisperm) in den reifen Samen

Die Vertreter der Alismatidae sind Sumpf- oder (z. T. submerse) Salz-, Brack- oder Süßwasserpflanzen. Über Inhaltsstoffe ist wenig bekannt; Arznei- und Nutzpflanzen fehlen.

Wir unterscheiden folgende Ordnungen:

1. Ordnung: Alismatales, die den ursprünglichen Typus unter den Alismatidae verkörpern.

Butomaceae (13) mit *Butomus umbellatus,* der Schwanenblume; Balgfrüchte.

Alismataceae (70). Einheimisch die Gattungen *Alisma* (Froschlöffel) und *Sagittaria* (Pfeilkraut). Nüßchenfrüchte.

Die beiden folgenden Ordnungen sind im Blütenbau stark reduziert, offenbar im Zusammenhang mit der Herausbildung von Anemogamie und Hydrogamie.

2. Ordnung: Hydrocharitales. Einzige Familie: **Hydrocharitaceae** (100).

Einheimisch: *Stratiotes aloides* (Krebsschere), *Hydrocharis morsus-ranae* (Froschbiß). Eingebürgert die nordamerikanische *Elodea canadensis* (Wasserpest). In Aquarien und gelegentlich verwildert die subtropische *Vallisneria spiralis.*

3. Ordnung: Najadales. Perianth oft ganz fehlend.

Scheuchzeriaceae (1) mit *Scheuchzeria palustris,* der Blumenbinse. In nährstoffärmsten Mooren (auch Hochmooren!) mit nordisch(-kont.) Verbreitung und vereinzeltem Reliktvorkommen in Mitteleuropa. Durch Balgfrüchte und – wenn auch unscheinbar entwickeltem – Perianth den Alismatales genähert; stark cyanogen durch Triglochinin-Vorkommen; dies gilt auch für die folgenden



Abb. 130: *Sagittaria sagittifolia,* Pfeilkraut (Alismataceae). A ♂ Blüte mit zahlreichen Staubblättern (vergr.). B Gynoeceum einer ♀ Blüte aus zahlreichen Nüßchen, teilweise schon abgefallen (vergr.). (A nach HESS, LANDOLT und HIRZEL; B nach BUCHENAU.)

Juncaginaceae (18). Einheimisch in Salzwiesen *Triglochin maritimum* (Dreizack), in Niedermooren *T. palustre.*

Potamogetonaceae (90), mit den Laichkraut-Arten (*Potamogeton*); im Süßwasser.

Najadaceae (35), **Ruppiaceae** (2) und **Zannichelliaceae** (20). Untergetaucht lebende Pflanzen des Süß- und Brackwassers.

Zosteraceae (14), «Seegräser», im Salzwasser.

Literatur Alismatidae

ARGUE, C. L.: Pollen studies in the Alismataceae with special reference to taxonomy. Pollen & Spores 18: 161–201, 1976.

WILDER, G. J.: Phylogenetic trends in the Alismatidae (Monocotyledoneae). Bot. Gaz. 136: 159–170, 1975.

Unterklasse: Liliidae

Zusammen mit den Zingiberidae und Commelinidae stellen die Liliidae das Hauptkontingent an monocotylen Arten. Während es in der Regel leicht ist, eine «Liliide» von einer «Commelinide» zu unterscheiden, nehmen die Zingiberidae eine Zwischenposition ein und ähneln in manchen Eigenschaften den Liliidae, in anderen den Commelinidae. Die folgende Übersicht (S. 283) beschreibt wichtige Tendenzmerkmale bei den Liliidae im Vergleich mit den zwei folgenden Unterklassen.

Im Mittelpunkt der Liliidae stehen die Ordnungen (1) **Dioscoreales,** (2) **Asparagales** und (3) **Liliales,** die als Überordnung **Lilianae** zusammengefaßt werden. Die (4) **Orchidales** haben spezifische Anpassungen erfahren infolge ihrer besonderen Lebensweise und Bestäubungsmechanismen.

Die **Lilianae,** d. h. die Dioscoreales, Asparagales und Liliales enthalten eine große Zahl von Familien, die bisher meist in den Liliales (s. l.) enthalten waren oder sogar nur als eine Familie, die Liliaceae (s. l.) aufgefaßt wurden. Neue Kenntnisse insbesondere in embryologischen und phytochemischen Eigenschaften haben die für manchen «alten» Systematiker schmerzlich erscheinende weitere Aufgliederung notwendig gemacht.

Aufgrund wenig ausgeprägter Blütenreduktion ist für die meisten Vertreter der Lilianae die typische Grundformel monocotyler Blüten maßgebend:

✳ P 3+3 A 3+3 G (3)

Die Blüten sind durchweg radiärsymmetrisch; Verwachsungen der Perianthblätter kommen vor, sind aber wie bei allen Monocotyledoneae von geringerem diagnostischen Wert. Das Perianth ist regelmäßig als auffällig gefärbtes Perigon ausgebildet. Der coenokarpe Fruchtknoten kann ober- oder unterständig sein. Er enthält zahlreiche Samenanlagen. Im meist hornartigen Endosperm der Samen ist Stärke in der Regel durch «Reservezellulosen» ersetzt.

Einige Familien mit lianenartigen Vertretern besiedeln tropisch-subtropische Gebiete. Für die meisten Familien aber sind Geophyten charakteristisch, die mit Zwiebeln, Knollen oder Rhizomen ungünstige Jahreszeiten überdauern. In den unterirdischen Organen treten neben oder anstelle von Stärke häufig andere Polysaccharide auf: Inulinähnliche Fruktane (z. B. bei *Urginea maritima*) oder aus Mannanen oder Glukomannanen bestehende Zellinhaltsschleime.

Calciumoxalatkristalle, zumeist in Raphidenbündeln, sind weit verbreitet (Abb. 131). Ein durchgehend vorkommender Inhaltsstoff scheint die Chelidonsäure, eine

	Liliidae	Zingiberidae	Commelinidae
Blüten	auffällig, groß, bunt gefärbt, Tierbestäubung	auffällig, groß, bunt gefärbt, z. T. unter Einbeziehung petaloider Staminodien. Sepalen oft grün. Tierbestäubung	Tendenz zur Windblütigkeit und damit zusammenhängender Umwandlung der Blüte, z. B. Reduktion des Perianths
Pollen	meist bi-nukleat	bi- (oder tri-nukleat)	meist tri-nukleat
Fruchtknoten	ober- bis unterständig, mit oft vielen Samenanlagen	ober- bis unterständig, mit oft vielen Samenanlagen	oberständig, mit meist einer Samenanlage
Septalnektarien	vielfach vorhanden (vgl. dazu Abb. 134 E	vielfach vorhanden	fehlend
Endospermbildung	meist helobial	helobial oder nukleär	meist nukleär
Nährgewebe des Samens	Samen ohne Endosperm oder mit Endosperm, dann mit fettem Öl, Eiweiß oder Reservezellulose	großes, stärkehaltiges Endosperm	großes, stärkehaltiges Endosperm (Nutzpflanzen!)
Nebenzellen	meist fehlend	meist 4	2 (z. B. bei allen grasartigen Pflanzen) oder mehr Nebenzellen
Tracheen	ganz auf die Wurzeln beschränkt, in oberirdischen Teilen fehlend (Ausnahmen: Dioscoreaceae und Smilacaceae), diese mit leiterförmigen Durchbrechungen	meist auf die Wurzeln beschränkt	in allen vegetativen Organen, mit einfachen Durchbrechungen
unterirdische Speicherorgane	häufig	in Zingiberales häufig	selten
Oxalatraphiden	+	+	–
Steroidsaponine	+	+	–
Chelidonsäure	+	–	–
Silikatkörper	– (aber in vielen tropischen Orchideen vorhanden)	+	+
UV-Fluoreszenz der Zellwände durch bestimmte Phenole	–	+	+

γ-Pyron-α,α'-dicarbonsäure zu sein, wenn ihr Vorkommen bei den Iridaceae auch noch unsicher ist.

Besonders charakteristisch sind (**Steroid-**)**Saponine.** Es handelt sich um Glykoside (Zuckeranteil meist Glukose und Rhamnose) mit einem C 27-Aglykon. Wegen des Saponingehaltes werden bzw. wurden manche Arten als Waschmittel oder auch als

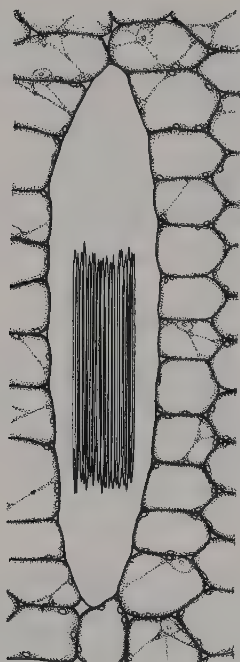
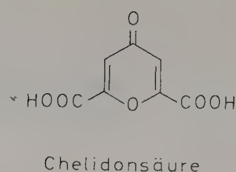
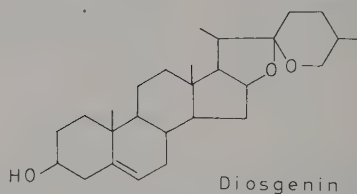
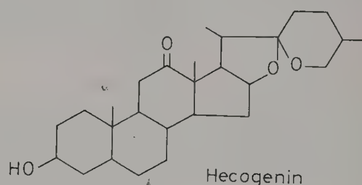


Abb. 131: Raphidenbündel aus dem Blatt von *Agave americana* (vergr.; Orig.).







Arzneipflanzen genutzt. Heute sind die Steroidsaponine vor allem als Rohstoff für die halbsynthetische Darstellung von Steroidhormonen (Nebennierenrindenhormone, Sexualhormone) von Bedeutung. Soweit Steroidsaponine monocotyler Pflanzen benutzt werden, wählt man entweder das leicht erhältliche Hauptsapogenin Diosgenin insbesondere der Dioscoreaceae oder aber mit dem Hecogenin und strukturverwandten Verbindungen der Agavaceae (bes. der bereits zur Fasergewinnung kultivierten *Agave sisalana*) Ringsysteme mit solchen Substituenten, die auf chemischem Wege nur schwer eingeführt werden könnten. Die erwünschten Verbindungen erhält man vielfach durch Umwandlung der Aglyka in Progesteron (Abspaltung des Spiroketalanteils), das nun mikrobiellen Umwandlungsprozessen (stereospezifische Hydroxylierungen am Steroidgerüst, Oxidationen; vgl. Prokaryota, Mycophyta) unterworfen werden kann.

1. Ordnung: Dioscoreales

Die Dioscoreales sind durch einige zum Teil dicotylenartige (und gleichzeitig ursprüngliche?) Merkmale charakterisiert. So findet man oft netznervige, eventuell gestielte, breite Laubblätter, kreisförmig angeordnete Leitbündel im Stengelquerschnitt, seitliche Stellung des Keimblattes und freie Griffel (Abb. 132). Alle diese Merkmale kommen bei den folgenden Ordnungen in der Regel nicht mehr vor.

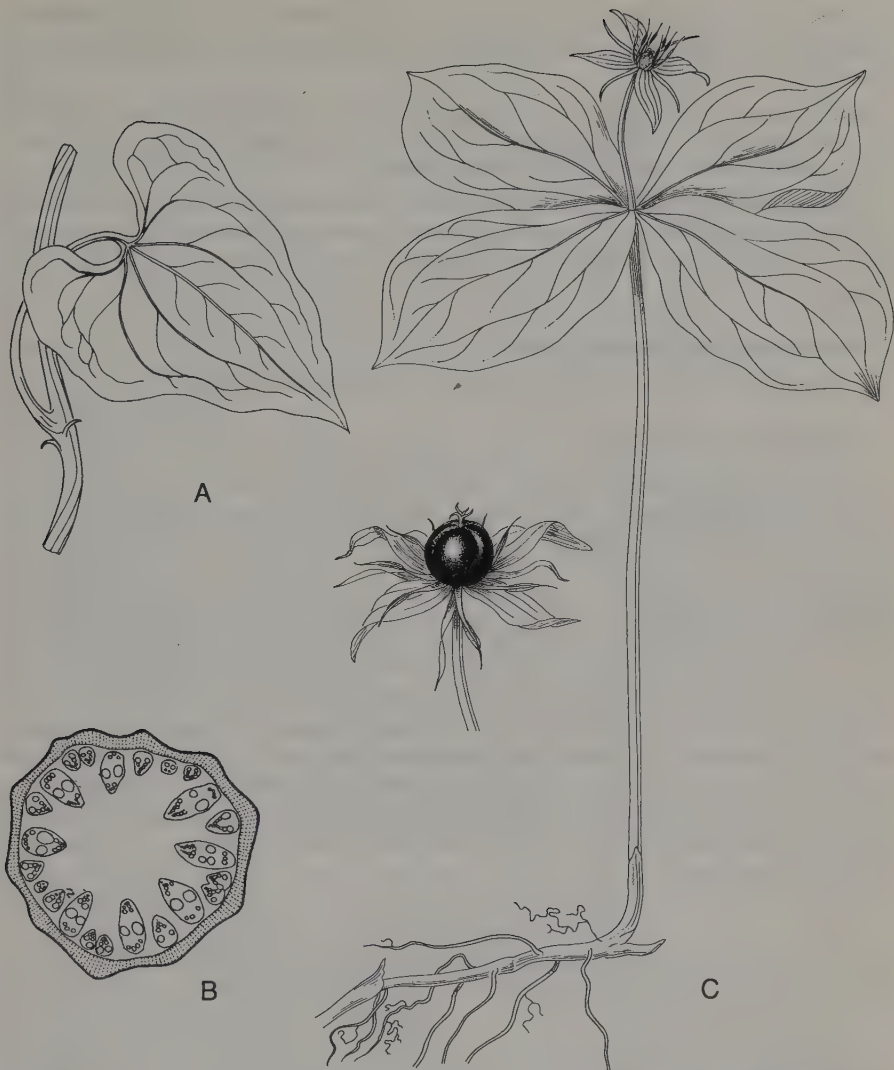


Abb. 132: Dioscoreales. A, B *Tamus communis* (Dioscoreaceae), Blatt (A) und Stengelquerschnitt (B). C *Paris quadrifolia* (Trilliaceae), Pflanze, Beere. (Nach DAHLGREN.)

1. *Familie:* **Dioscoreaceae** (650). Krautige oder holzige Schlingpflanzen mit knolligen, stärkereichen Reserveorganen (eßbar, z. T. nach Vorbehandlung). In den Tropen und Subtropen verbreitet.

Die Dioscoreaceen sind mit ihren netznervigen, gestielten Blättern, den 2 Keimblättern (neben dem ergrünenden wird das Haustorium als zweites gedeutet) und der ringförmigen Anordnung der Leitbündel im Stengel besonders interessant für die Diskussion möglicher phylogenetischer Beziehungen zwischen ein- und zweikeimblättrigen Pflanzen.

Bei den Dioscoreaceen sind Steroidsaponine verbreitet. Hauptsapogenin ist offenbar, so weit bisher untersucht, das Diosgenin, Ausgangsmaterial für die Teilsynthese von Hormonen (s. S. 284).

Viele *Dioscorea*-Arten in trop.-subtropischen Gebieten sind z. T. wichtige, stärkereiche Kulturpflanzen (Yams). Die einzige einheimische Art ist die medit.-atl. Liane *Tamus communis* (Schmerwurz), deren Knollen stark hautreizende Stoffe enthalten.

2. *Familie:* **Trilliaceae** (53) mit den wichtigsten Gattungen *Paris* (im temp. Eurasien) und *Trillium* (in Nordamerika und Ostasien). Die Laubblätter und Blütenorgane stehen meist in 3-zähligen Wirteln; bei *Paris quadrifolia* zu viert (Frucht eine blauschwarze Beere).

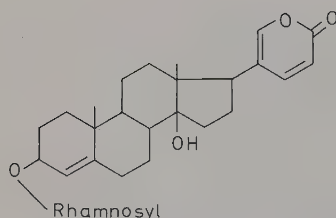
Arznei- und Nutzpflanzen der Dioscoreales

Dioscoreaceae. *Dioscorea*-Arten (Yams-Wurzelknollen; Steroidsaponine).

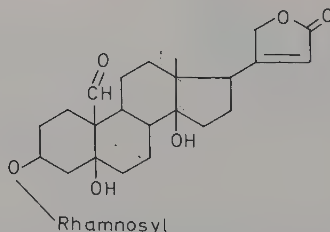
2. Ordnung: Asparagales

Die Asparagales lassen sich durch die häufig vorkommenden Septalnektarien (Abb. 134 E) charakterisieren. Ihre Früchte entwickeln sich zu Beeren mit unpigmentierten Samen (Smilacaceae, Convallariaceae, Dracaenaceae) oder zu fachspaltigen Kapseln mit Samen, deren Testa durch «Phytomelane» schwarzgefärbt ist (Asphodelaceae, Anthericaceae, Hyacinthaceae, Alliaceae, Amaryllidaceae); in einigen Familien kommen schwarzgefärbte Samen auch in *Beeren* vor (Asparagaceae, Phormiaceae, Agavaceae). Das innere Integument der Samen ist kollabiert und zu einer dünnen Wand geschrumpft.

An Inhaltsstoffen kommen neben den allgemein verbreiteten Steroidsaponinen mehrfach Herzglykoside vor. Einige Sippen der Convallariaceen (z. B. *Convallaria majalis*) und Hyacinthaceen (z. B. *Urginea maritima*) sind in der Lage, die Steroidsynthese zur Bildung von herzwirksamen Glykosiden zu steuern. Extrakte dieser Pflanzen oder Reinglykoside z. B. das Proscillaridin (Scillareninrhamnosid) – sind neben den Digitalisglykosiden wichtige Arzneimittel zur Behandlung der Herzinsuffizienz («Digitaloide»).



Proscillaridin



Convallatoxin

Von den Liliales unterscheiden sich die Asparagales weiterhin durch das verbreitete Vorkommen von Schleimzellen und Raphidenbündeln.

Die Eigenständigkeit der Asparagales wird durch vergleichende serologische Experimente an Samen-Reserveproteinen unterstrichen. Referenzsysteme der Asparagales (*Ornithogalum montanum*, Hyacinthaceae, und *Phormium colensoi*, Phormiaceae) zeigten faktisch nur innerhalb der Asparagales Kreuzreaktivität (Abb. 133).

1. *Familie:* **Smilacaceae** (310) mit der mediterranen Macchienliane *Smilax aspera.* Blätter netzaderig und gestielt. Blattgrund zu paarigen Ranken verlängert. Frucht eine Beere.

Verschiedene amerikanische *Smilax*-Arten liefern die früher als Antisyphilitikum hochgeschätzte Sarsaparillwurzel, eine Droge, für die heute auf Grund ihres Saponingehalts Wirkungen im Sinne einer unspezifischen Reizkörpertherapie (Immunstimulation?) diskutiert werden.

2. *Familie:* **Convallariaceae** (100). Nordhemisphärische Rhizompflanzen mit Beeren. Perigon frei (Zweiblatt, *Maianthemum bifolium*) oder verwachsen (Salomonssiegel, *Polygonatum*-Arten; Maiglöckchen, *Convallaria majalis*, Abb. 134 A). Maiglöckchenkraut ist eine offizinelle Droge, die über 20 verschiedene herzwirksame Glykoside (Cardenolide) enthält. Der mengenmäßige Anteil der Hauptglykoside – Convallatoxin, Convallatoxol, Convallosid, Lokundjosid – ist in Abhängigkeit von der geographischen Herkunft der Droge sehr unterschiedlich; im Aglykon ähneln die *Convallaria*-Cardenolide dem Strophanthidin.

3. *Familie:* **Asparagaceae** (300). Blätter zu Schuppen reduziert, während Phyllokladien die Photosynthese übernehmen. Blüten eingeschlechtig. Frucht eine Beere. – *Asparagus* (Spargel) und die mediterrane Gattung *Ruscus,* diese mit breiten Phyllokladien (Abb. 134 B). Während die Spargelwurzel als Diuretikum gebräuchlich ist, werden Extrakte von *Ruscus aculeatus,* dem Stechenden Mäusedorn, bei Hämorrhoidalleiden eingesetzt.

4. *Familie:* **Dracaenaceae** (260). Xeromorph oder sukkulent gebaute Pflanzen mit anomalem sekundären Dickenwachstum. *Dracaena* und *Sansevieria* noch mit 3 Samen in der 3-blättrigen Beeren-Frucht. – *Dracaena draco,* Drachenbaum der Kanarischen Inseln.

5. *Familie:* **Phormiaceae** (6) mit *Phormium tenax,* dem «Neuseeländischen Hanf».

6. *Familie:* **Agavaceae** (410). Blattsukkulente Schopfpflanzen arider Gebiete mit einheitlichem Karyotyp: 5 lange und 25 kurze Chromosomen. Frucht eine Kapsel. Von amerikanischer Verbreitung sind die Gattungen *Yucca* (z. B. *Yucca brevifolia,* der Yoshua Tree) und *Agave* (z. B. die im Mediterrangebiet eingebürgerte *A. americana,* die nach der Blüte abstirbt). Agaven dienen zur Fasergewinnung (Sisal) und liefern das Rohprodukt zur Herstellung von Agavenwein (Pulque) und Agavenschnaps (Tequila). Von besonderer Bedeutung sind die Steroidsaponine der Agavaceen als Rohstoff für die teilsynthetische Darstellung von Steroidhormonen (vgl. S. 284).

7. *Familie:* **Asphodelaceae** (600). Große, ebenfalls mehr oder weniger blattsukkulente Rosettenpflanzen insbesondere Südafrikas (*Aloë, Kniphofia, Gasteria*). *Asphodelus*-Arten sind im Mittelmeergebiet verbreitet.

An nichtsteroiden Inhaltsstoffen ist das Vorkommen von Anthrachinonglykosiden zu beachten. Aus dem eingedickten Saft der das Phloem begleitenden, langgestreckten Sekretschläuche von *Aloe ferox* und anderen, vor allem südafrikanischen *Aloe*-Arten besteht die Droge «Aloe», die als dickdarmwirksames Laxans benutzt wird und Aloine (Aloeemodin-C-Glykoside), z. T. auch Aloinoside (Aloine, bei denen über die CH_2OH-Gruppe am C 6 oder über eine kernständige OH-Gruppe noch O-glykosidisch Zucker gebunden sind) enthält.

Unter der Bezeichnung «Aloe vera» spielt in der Kosmetik neuerdings der stabilisierte visköse Saft der sukkulenten *Aloe*-Blätter eine Rolle. Er wird verschiedensten kosmetischen Zubereitungen zugesetzt, da dem Aloe vera-Gel hydratisierende, entzündungswidrige und antibakterielle Effekte zugeschrieben werden.

8. *Familie:* **Anthericaceae** (620). Steroidsaponinreiche, nichtsukkulente Stauden. Frucht eine Kapsel. *Chlorophytum*- und *Anthericum*-Arten in den (Sub)tropen verbreitet. Zwei *Anthericum*-Arten nördlich bis Skandinavien vorkommend.

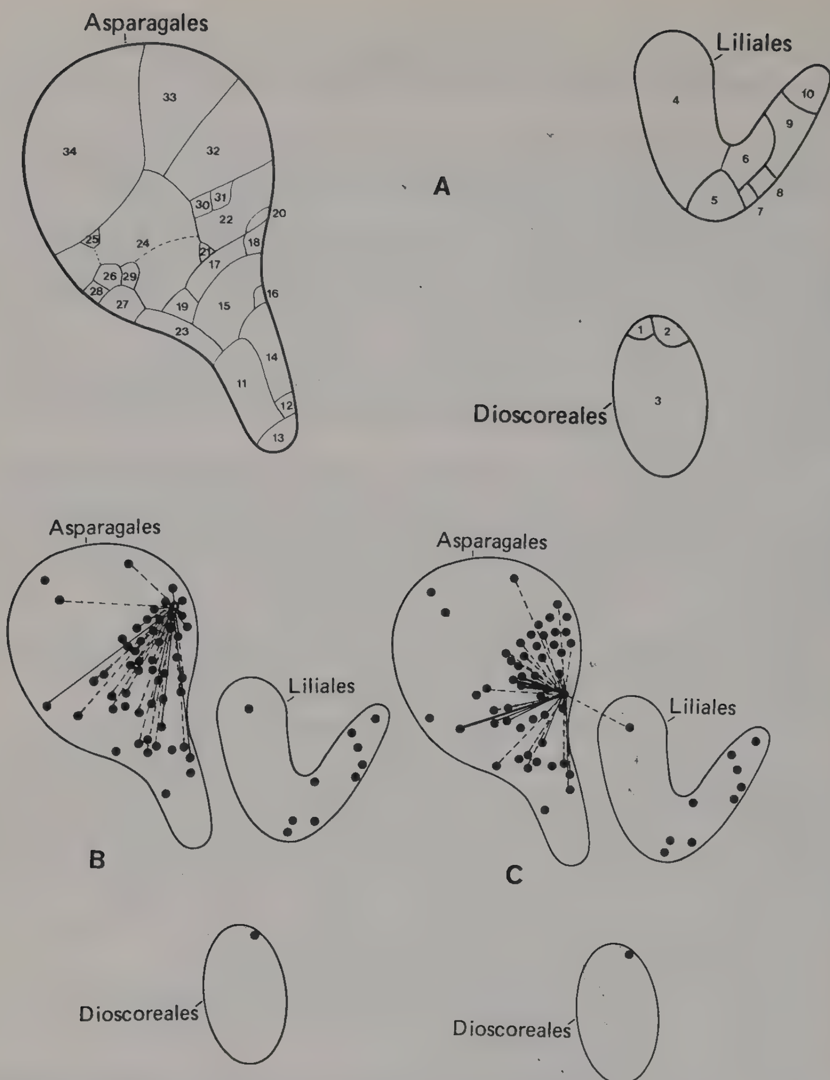
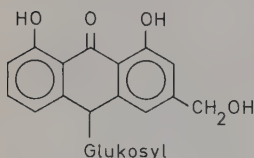


Abb. 133: Serologische Kreuzreaktionen zwischen einem *Ornithogalum montanum* (Hyacinthaceae) – Antiserum (B) bzw. einem *Phormium colensoi* (Phormiaceae) – Antiserum (C) und Antigenmaterial von Arten der Asparagales, Liliales und Dioscoreales (schwarze Punkte) belegen die Einheitlichkeit der Asparagales.
Die serologischen Reaktionen sind durch Verbindungslinien gekennzeichnet.
Familienstruktur (A) nach Dahlgren und Clifford (1982). Die im Text dieses Buches erwähnten Familien sind kursiv. – 1 Stemonaceae; 2 *Trilliaceae; 3 Dioscoreaceae*; 4 *Iridaceae*; 5 *Colchicaceae*; 6 Alstroemeriaceae; 7 Tricyrtidaceae; 8 Calochortaceae; 9 *Liliaceae*; 10 *Melanthiaceae*; 11 *Smilacaceae*; 12 Petermanniaceae; 13 Philesiaceae; 14 *Convallariaceae*; 15 *Asparagaceae*; 16 Herreriaceae; 17 *Dracaenaceae*; 18 Doryanthaceae; 19 Dasypogonaceae; 20 *Phormiaceae*; 21 Xanthorrhoeaceae; 22 *Agavaceae*; 23 Hypoxidaceae; 24 *Asphodelaceae*; 25 Aphyllanthaceae; 26 Dianellaceae; 27 Tecophilaeaceae; 28 Cynastraceae; 29 Eriospermaceae; 30 Hemerocallidaceae; 31 Funkiaceae; 32 *Hyacinthaceae*; 33 *Alliaceae*; 34 *Amaryllidaceae*.
(Serologie nach Chupov und Kutiavina (1981), schematische Darstellung der Ergebnisse nach Dahlgren, 1983).

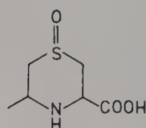


Abb. 134: Asparagales. A *Convallaria majalis* (Convallariaceae), blühende Pflanze mit Rhizom (½ ×). B *Ruscus aculeatus* (Asparagaceae), Zweig mit Schuppenblättern und blattähnlichen Phyllokladien mit Blüten (nat. Gr.). C *Galanthus nivalis* (Amaryllidaceae), Pflanze (nat. Gr.). D *Urginea maritima* (Hyacinthaceae), blühende Pflanze. E *Muscari racemosum* (Hyacinthaceae), Fruchtknoten quer mit sp Septalnektarien (vergr.). (A und D nach Köhler, B nach Johnsen aus Larsen, C nach Dahlgren, E nach Fahn.)

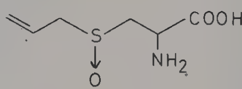
9. *Familie:* **Hyacinthaceae** (820). Zwiebelpflanzen mit traubigen Blütenständen. Fruchtknoten oberständig. Frucht eine Kapsel. Verbreitungszentrum ist Südafrika und das Mittelmeergebiet. *Scilla, Urginea* und *Ornithogalum* (Milchstern) mit fast freien Blütenblättern; verwachsen sind sie bei *Hyacinthus* und der Traubenhyazinthe *Muscari.*



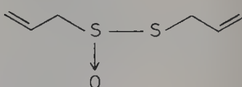
Aloin



Cycloalliin



Alliin



Allicin

Urginea maritima, die mediterrane Meerzwiebel (Abb. 134 D), und einige andere Hyacinthaceae enthalten Bufadienolide als herzwirksame Glykoside.

10. *Familie:* **Alliaceae** (500). Zwiebelpflanzen mit grundständigen Blättern und scheindoldigen Blütenständen. Fruchtknoten oberständig. Frucht eine Kapsel.

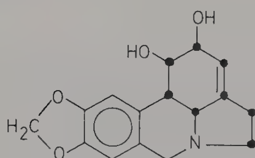
In den Alliaceen (*Allium,* Lauch) finden sich Derivate des Cysteins (Alliin und Homologa), aus denen durch ein spezifisches Enzym, die Alliinase, antibiotisch wirksame Verbindungen vom Typ des Allicins gebildet werden können. Schließlich entstehen Di- und Polyalkylsulfide enthaltende sog. Lauchöle mit ihrem charakteristischen Geruch, die vereinzelt auch in anderen Arten mit auffälligem S-Stoffwechsel (z. B. *Alliaria,* die «Knoblauchsrauke», Brassicaceae) auftreten.

Eine wichtige Rolle in der Volksmedizin spielt vor allem *Allium sativum,* der Knoblauch. Nach neueren wissenschaftlichen Erkenntnissen sind antibakterielle, cholesterolsenkende und fibrinolysesteigernde Wirkungen nachgewiesen; ferner eine Hemmung der Thrombozytenaggregation durch Methylallyltrisulfid (MATS), das zu 4–10% im Knoblauch enthalten ist. Das tränenerregende Prinzip der Küchenzwiebel, *Allium cepa,* ist ein Propanthial-S-oxid, während die fibrinolytische Aktivität durch Cycloalliin bedingt ist.

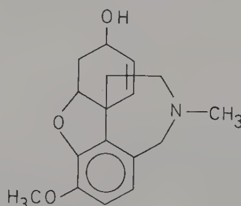
11. *Familie:* **Amaryllidaceae** (860). Krautartige Zwiebel- oder (selten) Knollen-Geophyten. Blüten wie bei den Alliaceen zu doldenartigen Blütenständen vereinigt, z. B. bei *Clivia,* oder aber bis auf Einzelblüten reduziert, z. B. beim Schneeglöckchen (Abb. 134 C). Frucht eine Kapsel oder Beere.

In den Zwiebeln kommen neben Stärke auch Fruktane (z. B. bei *Narcissus*) und niedermolekulare Glukomannane vor; Schleime sind z. T. in Blättern und Stengeln reichlich vorhanden.

Die Amaryllidaceen haben eine andere «Verteidigungsstrategie» entwickelt. Sie «verzichten» auf die Bildung von Lauchölen, Steroidsaponinen oder -alkaloiden und sind stattdessen zu einem völlig eigenen Alkaloidstoffwechsel übergegangen, der diese Familie zu einer typischen Alkaloidsippe stempelt. Diese sogenannten Amaryllidaceen-



Lycorin



Galanthamin

Alkaloide, von denen mittlerweile über 100 bekannt sind, können als Phenanthridin-Abkömmlinge aufgefaßt werden.

In systematischer Hinsicht dürfte ihr Vorkommen von erheblicher Bedeutung sein, da sie bisher in jeder untersuchten Amaryllidaceen-Gattung nachgewiesen werden konnten, außerhalb der Familie bis heute jedoch mit Sicherheit nicht. In der Formel des Lycorins, das als Leitalkaloid gelten kann, sind die biogenetischen Beziehungen zum Tyrosin/Phenylalanin-Stoffwechsel angedeutet. Das Galanthamin, das in der UdSSR aus dem kaukasischen Schneeglöckchen, *Galanthus woronowii,* gewonnen wird, ist als Cholinesterase-Inhibitor eine pharmakologisch interessante Verbindung. Andere Alkaloide, darunter auch das Lycorin, haben antivirale Wirkungen.

Mit «Nebenkrone»: *Narcissus,* Mediterrangebiet bis W-Asien

Ohne Nebenkrone: *Galanthus nivalis* (Schneeglöckchen) und *Leucojum vernum* (Märzenbecher) sowie die südafrikanischen Gattungen *Amaryllis* und *Clivia.*

Arznei- und Nutzpflanzen der Asparagales

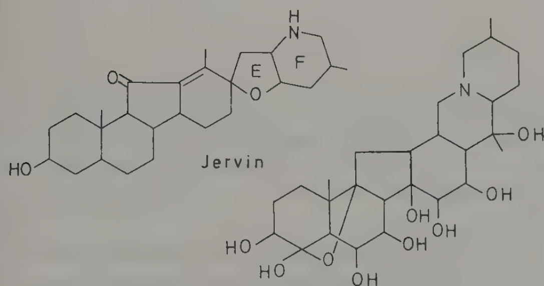
Smilacaceae. *Smilax*-Arten (Radix Sarsaparillae; Extr.).
Convallariaceae. *Convallaria majalis* L. (Herba Convallariae; Extr.).
Asparagaceae. *Asparagus officinalis* L. (Radix Asparagi, Spargel). *Ruscus aculeatus* L. (Extr.).
Phormiaceae. *Phormium tenax* J. R. et G. Forst (Neuseeländer Flachs).
Agavaceae. *Agave sisalana* Perr. u. a. Arten (Sisal; Steroidsaponine), *Yucca*-Arten (Fasern).
Hypoxidaceae. *Hypoxis rooperi* L. β-Sitosterolhaltiger Extr.).
Asphodelaceae. *Aloë*-Arten (Kap-Aloë, Curaçao-Aloë).
Hyacinthaceae. *Urginea maritima* (L.) Baker (Bulbus Scillae; Extr., Proscillaridin).
Alliaceae. *Allium cepa* L. (Extr., Küchenzwiebel), *A. porrum* L. (Porree), *A. sativum* L. (Knoblauch, Bulbus Allii sativi, Extr., Lauchöle), *A. schoenoprasum* L. (Schnittlauch).
Amaryllidaceae. *Galanthus*-Arten (Galanthamin).

3. Ordnung: Liliales

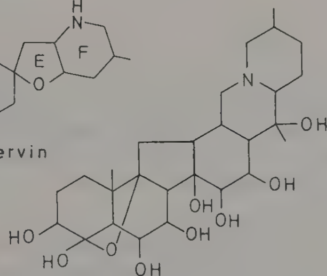
Die Liliales unterscheiden sich von den Asparagales durch Nektarsekretion am Grunde der Tepalen oder Staubblätter (nie kommen Septalnektarien vor). Die Früchte sind fach- oder wandspaltige Kapseln, nur ausnahmsweise Beeren. Die Samen sind nie schwarz gefärbt, wohl aber durch Phlobaphene bräunlich pigmentiert. Ihr inneres Integument ist erhalten geblieben. Herzglykoside kommen nicht vor.

Zum Bauplan vgl. S. 292.

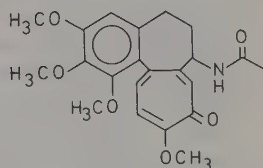
In manchen Melanthiaceae (z. B. *Veratrum*-Arten; *Schoenocaulon officinale*) und wenigen Liliaceae (*Fritillaria*) sind die Steroidsaponine weitgehend durch Pseudoalkaloide ersetzt. Diese sog. Steroidalkaloide sind stark toxische Substanzen, wenn das



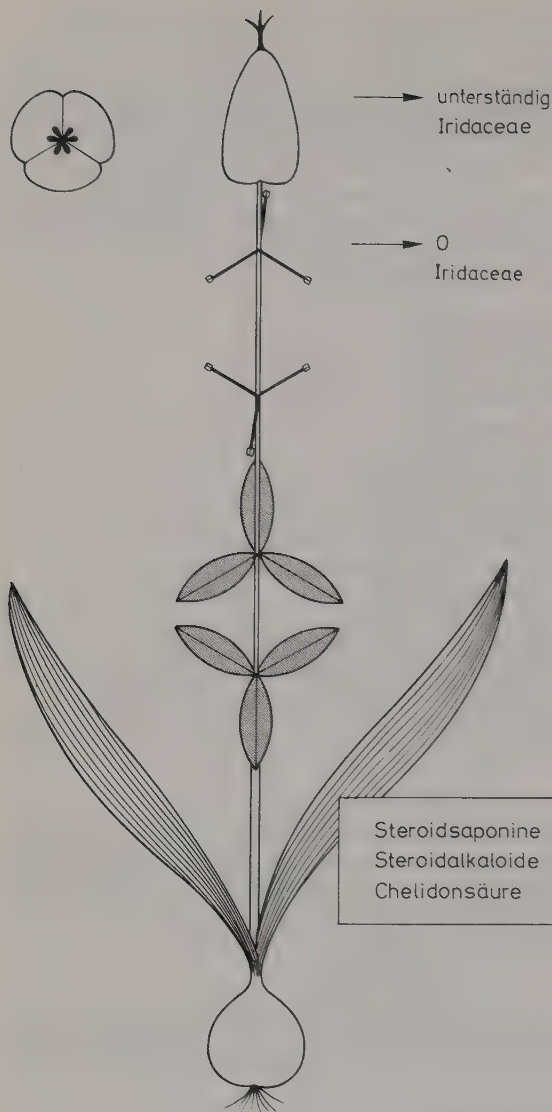
Jervin



Protoverin



Colchicin



G: aus meist 3 Fruchtblättern verwachsen und nur bisweilen noch fast frei. Fruchtknoten oberständig (z. B. Liliaceae) bis unterständig (Iridaceae), meist 3-fächerig mit oft vielen, zentralwinkelständigen Samenanlagen, selten 1-fächrig mit parietaler Plazentation.

A: meist 3 + 3, bei Iridaceen innerer Staubblattkreis immer ausgefallen.

P: meist 3 + 3, oft gleichartig (Perigon) und auffällig gefärbt, frei (z. B. *Tulipa*) oder teilweise verwachsen (z. B. *Colchicum*).

Blü: radiär (z. B. Liliaceae) bis schwach zygomorph (Iridaceae).

Bl: streifennervig, bei geophytischer Lebensform oft grundständig (viele Liliaceen, Iridaceen).

Bauplan der Liliales

Cevan-Grundgerüst (Protoverin, Zygadenin) mit Säuren verestert ist (z. B. Protoveratrin A). Die sauerstoffärmeren Verbindungen der Jerveratrumgruppe (Jervin, Cyclopamin) mit ihrer charakteristischen Furanopiperidinstruktur der Ringe E/F haben sich als teratogene* Naturstoffe erwiesen. Steroidalkaloide sind sonst im wesentlichen nur noch von der Gattung *Solanum* her bekannt.

1. *Familie:* **Melanthiaceae** (130). Rhizomstauden. Fruchtknoten oberständig. Fruchtblätter oberwärts frei bei der Simsenlilie *Tofieldia*, dagegen mehr oder weniger miteinan-

---

* Mißbildungen hervorrufende.

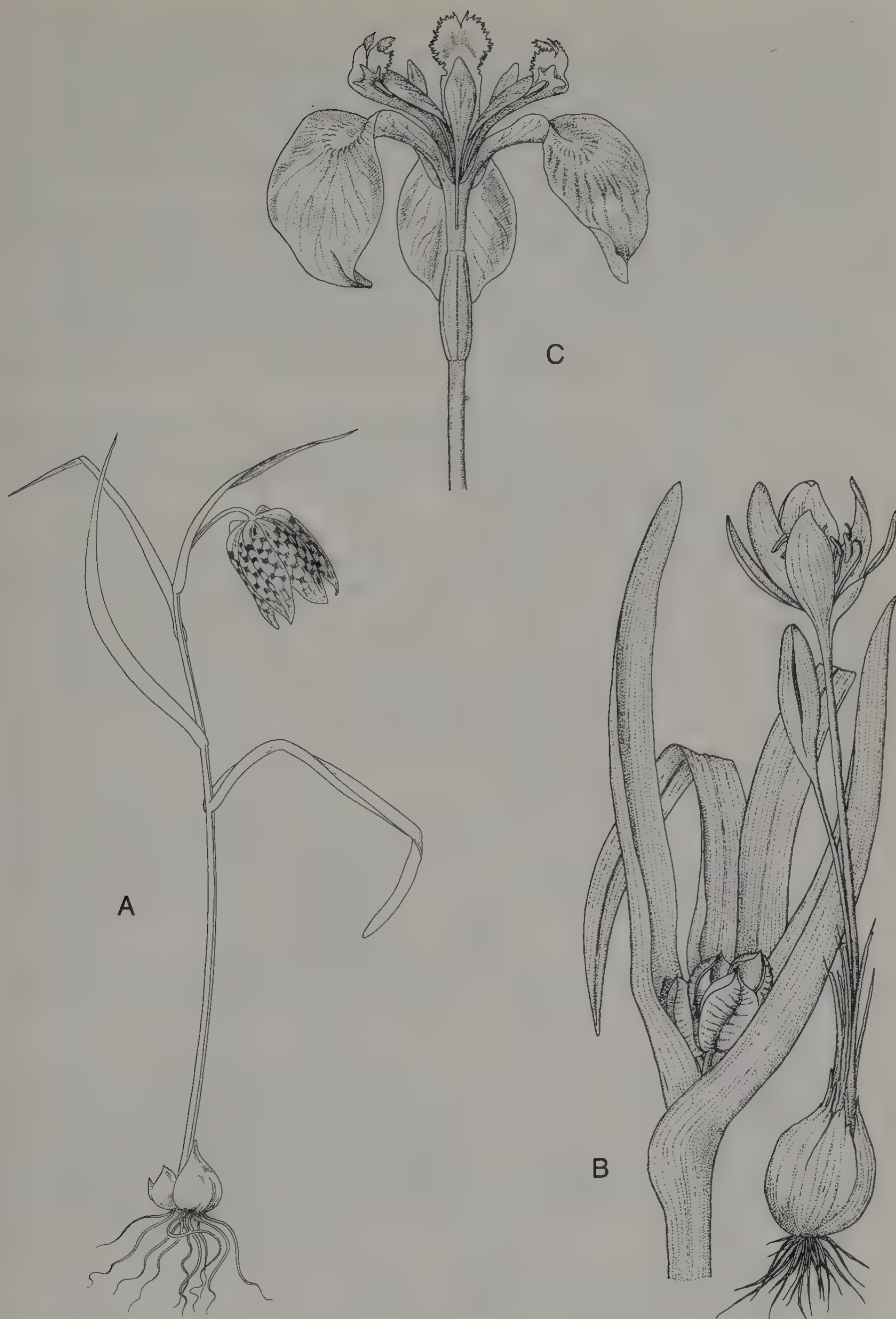


Abb. 135: Liliales. A *Fritillaria meleagris* (verkl.); B *Colchicum autumnale,* blühend und fruchtend (⅖ ×); C *Iris pseudacorus,* Blüte (ca. nat. Gr.). (A nach DAHLGREN, B nach FIRBAS, C nach TROLL.)

der verwachsen bei *Narthecium ossifragum* (Beinbrech) und *Veratrum* (Germer). Frucht eine septizide Kapsel mit länglichen Samen, die im Querschnitt isodiametrisch sind.

Auf Grund mangelnder Pflanzenkenntnisse der Sammler hat *Veratrum album,* der weiße Germer, auf alpinen Hochstaudenfluren und Weiden wachsend, beim Enzianwurzelgraben (zur Herstellung des Enzianschnapses!) zu gefährlichen Verwechslungen geführt. Gesundheitlich bedenklich ist auch gepulverte Veratrumwurzel (Nieswurz) als Bestandteil von Niespulvern.

2. *Familie:* **Liliaceae** (300). Zwiebel pflanzen mit einem oft mehrblättrigen Stengel. Fruchtknoten oberständig. Frucht eine lokulizide Kapsel mit flachem Samen. Bei Tulpen und der nah verwandten Gattung *Alstroemeria* (Alstroemeriaceae) wird eine Protoanemonin-artige, allergene Verbindung gebildet. Dieses α-Methylenbutyrolacton (= Tulipalin A) wird aus dem Esterglucosid Tuliposid A nach Verletzen des Gewebes freigesetzt und erzeugt bei prädisponierten Personen unangenehme Hautschädigungen («Tulpenfinger»-Ekzem).

3. *Familie:* **Colchicaceae** (155). Knollenpflanzen. Fruchtknoten oberständig. Perigonblätter bei *Colchicum* basal zu einer langen Röhre verwachsen und den tief im Boden sich befindenden (erst im kommenden Frühsommer emporwachsenden und reifenden) Fruchtknoten umschließend (Abb. 135 B).

Die Colchicaceae, die im übrigen keine Steroidsaponine und Steroidalkaloide enthalten, synthetisieren Alkaloide vom Typ des Colchicins (z. B. *Colchicum autumnale,* die Herbstzeitlose oder *Gloriosa superba,* die Hakenlilie), was taxonomisch von umso größerer Bedeutung ist, als dieser Biosyntheseweg – so weit wir heute wissen – von keiner anderen pflanzlichen Sippe beschritten wird. Colchicin ist ein Mitosehemmstoff, der jedoch wegen zu geringer therapeutischer Breite als Cytostatikum nicht eingesetzt werden kann. Eine gewisse Bedeutung kommt ihm noch bei der Therapie des akuten Gichtanfalls zu. Durch Hemmung der Polymerisation von Tubulin verhindert es die Bildung von Mikrotubuli in den Leukozyten, die dann nicht in das von der Gicht befallene Gelenk eindringen können.

4. *Familie:* **Iridaceae** (1400). Diese Familie ist durch «zunehmende» Dorsiventralität der Blüte (*Crocus* und *Iris* «noch» radiär, *Gladiolus* schwach dorsiventral) und Ausfall des inneren Staubblattkreises gekennzeichnet. Fruchtknoten unterständig. Die Früchte sind lokulizide Kapseln. Es handelt sich um Rhizom-, Knollen- oder Zwiebel-Geophyten.

Meta-carboxy-substituierte aromatische Aminosäuren und γ-Glutamylpeptide sind charakteristische chemische Merkmale der Iridaceen. Calciumoxalat kommt nur in Form von Prismen vor.

Iris, Schwertlilie (Abb. 135 C), Nordhem.; «Veilchenwurzel» mit Geruchsstoffen, die sich erst nach längerer Lagerung postmortal bilden. – *Crocus,* Medit.; die Narbenschenkel von *C. sativus* liefern «Safran», als teures Küchengewürz und Färbemittel früher viel verwendet. Er enthält Farb-, Geruchs- und Bitterstoffe, die formal den Diterpenen zuzurechnen, biogenetisch aber von Carotinoiden abzuleiten sind. Das Crocetin hat sich im Tierexperiment als eine gegen Arteriosklerose wirksame Substanz erwiesen (signifikante Senkung der Serumcholesterinwerte). – Zierpflanzen als z. T. hybridogene Formen aus den vorwiegend südafrikanischen Gattungen *Freesia, Montbretia* und *Gladiolus.*

Arznei-, Gift- und Nutzpflanzen der Liliales

Melanthiaceae. *Schoenocaulon officinale* (Schlecht. et Cham.) A. Gray (Semen Sabadillae), *Veratrum*-Arten (Rhizoma Veratri), beide mit Steroidalkaloiden.

Colchicaceae. *Colchicum autumnale* L. (Semen Colchici; Colchicin).

Iridaceae. *Crocus sativus* L. (Stigmata Croci; «Safran»), *Iris*-Arten (Rhizoma Iridis).

4. Ordnung: Orchidales

Einzige Familie: **Orchidaceae** (ca. 20 000, damit eine der artenreichsten Familien unter den Blütenpflanzen überhaupt). Sie schließen u. a. durch ein auffällig gefärbtes, 3 + 3 blättriges Perigon an die Liliales an, sind aber als vielfach epiphytisch wachsende, symbiotisch lebende (endotrophe Mykorrhiza!), zoogame Pflanzen in manchem (z. B. Bestäubung, Geschlechtsorgane, Samen) viel stärker spezialisiert. Heterotrophe Ernährung nur in der Jugend oder zeitlebens, wie bei den fast nichtgrünen Orchideen, zu denen die einheimische Nestwurz (*Neottia nidus-avis*) gehört.

Über den Bauplan unterrichtet die S. 296.

Einen relativ ursprünglichen Typus verkörpert die Gattung *Neuwiedia* (Indonesien – trop. Australien) mit fast radiären Blüten und 3 fertilen Staubblättern (aus 2 Kreisen).

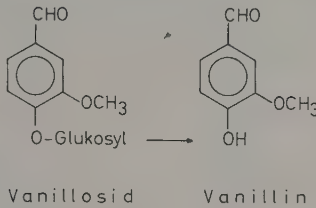
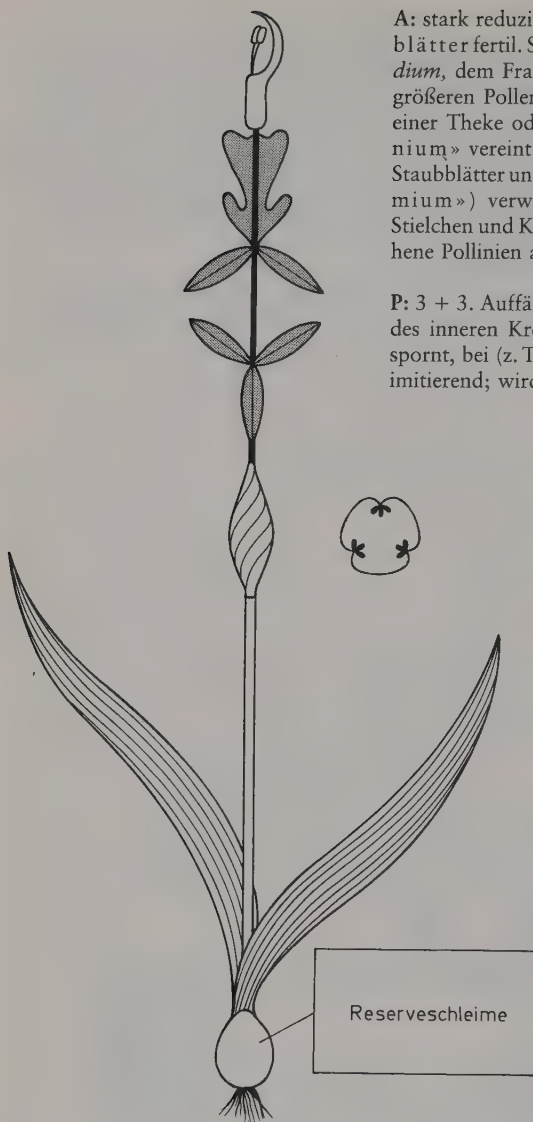


Abb. 136: Orchidaceae. A *Vanilla planifolia*, fruchtender Sproß (verkl.). B *Orchis militaris*, Blüte, durch Drehung des Fruchtknotens (f) resupiniert; t Tragblatt, a äußere und i innere Perigonblätter, l Lippe mit s Sporn, g Gynostemium (ca. 2,5 ×). (A Orig.; B nach Berg und Schmidt.)



A: stark reduziert. Meist nur noch 1 (oder 2) Staubblätter fertil. Selten freie Pollenkörper (wie bei *Cypripedium,* dem Frauenschuh), sonst zu Pollentetraden oder größeren Pollenmassen verbunden; meist ist der Inhalt einer Theke oder eines Pollensackes zu einem «Pollinium» vereint.
Staubblätter und Griffel zu einem Säulchen («Gynostemium») verwachsen. Daran «Pollinarien», d. h. mit Stielchen und Klebkörper (= sterile Narbenfläche) versehene Pollinien als Bestäubungseinheiten.

P: 3 + 3. Auffällig gefärbtes Perigon. Das mediane Blatt des inneren Kreises lippenartig vergrößert und oft gespornt, bei (z. T. einheimischen) *Ophrys*-Arten Insekten imitierend; wird durch Resupination zur Unterlippe.

Blü: mit dorsiventraler Symmetrie.

G: Fruchtknoten unterständig, verdrillt (dadurch Blüte um 180° gedreht: «Resupination»), aus 3 Fruchtblättern verwachsen, 3- oder 1-fächerig.
Samen winzig, mit kaum entwickeltem Embryo, in sehr großer Zahl in Kapselfrüchten.

Pfl: Rhizome, Rhizomknollen oder auch oberirdische Sproßknollen (Wasserspeicher!) häufig.

Bauplan der Orchidales

Chemische Charakteristika:

Die Knollen enthalten neben Stärke reichlich Schleime (Mannane, Glukomannane). Als Schleimdroge finden Knollen von *Anacamptis-, Gymnadenia-, Ophrys-, Platanthera-* und *Orchis*-Arten Verwendung.

Bei vielen Orchideen kommen Stoffe vor, aus denen unter gewissen Bedingungen (Absterben, Anwelken, Abblühen, Fruchtreife) durch Glykosidspaltung aus geruchlosen Vorstufen (Vanillosid) Vanillin oder verwandte Geruchsstoffe gebildet werden. Besonders reich an Vanillin sind nach einem Fermentationsprozeß die Früchte von *Vanilla*

planifolia, Abb. 136 A. Das Aroma dieser sogenannten «Vanille» ist infolge der Anwesenheit von Begleitstoffen dem des synthetischen Vanillins überlegen.

Arznei- und Nutzpflanzen der Orchidales

Orchidaceae. *Vanilla planifolia* Andr. (Fructus Vanillae, «Vanille»); *Anacamptis-, Gymnadenia-, Ophrys-, Platanthera-* und *Orchis*-Arten (Tubera Salep).

Literatur Liliidae

Chupov, VS. and NG. Kutiavina: Bot. Zh. 66: 75–81, 1981.
Clifford, H.T. and P. S. Lavarack: The role of vegetative and reproductive attributes in the classification of the Orchidaceae. Biol. J. Linn. Soc. 6: 97–110, 1974.
Daumann, E.: Das Blütennektarium der Monocotyledonen unter besonderer Berücksichtigung seiner systematischen und phylogenetischen Bedeutung. Feddes Rep. 80: 463–590, 1970.
Dressler, R. L.: The subfamilies of the Orchidaceae. Selbyana 5: 197–206, 1979.
Ernst, E.: Beeinflussung der Arteriosklerose durch Knoblauch? Dtsch. Apoth. Ztg. 123: 625–626, 1983.
Huber, H.: Die Samenmerkmale und Verwandtschaftsverhältnisse der Liliifloren. Mitt. Bot. München VIII, 1969.
Larsen, P. O., F. T. Sörensen, E. Wicczorkowska and P. Goldblatt: Meta-carboxy-substituted aromatic amino acids and γ-glutamylpeptides: Chemical characters for classification in the Iridaceae. Biochem. Syst. Ecol. 9: 313–323, 1981.
Lutomski, J.: Das Wichtigste über Knoblauch und Knoblauchpräparate. Dtsch. Apoth. Ztg. 123: 623–624, 1983.
Pollard, C. J.: Fructose oligosaccharides in monocotyledons: A possible delimination of the order Liliales. Biochem. Syst. Ecol. 10: 245–249, 1982.
Santavy, F.: Beitrag zur Chemotaxonomie der Pflanzen der Unterfamilie Wurmbaeoideae. Pharmazie 37: 56–65, 1982.
Sen, S.: Cytotaxonomy of Liliales. Feddes Rep. 86: 255–305, 1975.
Williams, C. A.: Biosystematics of the Monocotyledoneae – Flavonoid patterns in leaves of the Liliaceae. Biochem. Syst. Ecol. 3: 229–244, 1975.

Unterklasse: Zingiberidae

Die Zingiberidae schließen sich durch die auffälligen, zoogamen Blüten an die Liliidae an, nähern sich aber z. B. durch ihr stärkereiches Endosperm, die zwei oder – meist – vier Nebenzellen ihrer Stomata und manche chemischen Eigenschaften den Commelinidae (vgl. dazu die Tabelle auf S. 283).

1. Ordnung: Zingiberales

Die tropisch-subtropischen Zingiberales sind durch auffällig gefärbte, große Blüten (teilweise Bestäubung durch Vögel oder Fledermäuse!) gekennzeichnet. Im Gegensatz zu den Orchidales beteiligen sich an dieser Blütenhülle auch Staminodien des unterschiedlich stark reduzierten Androeceums, wobei 1 oder 2 Staminodien des inneren Staubblatt-Kreises sogar – soweit vorhanden – das Labellum (die Lippe) der Blüte bilden (bei den Orchidales ist es hingegen ein Blatt des inneren Perianthkreises). Siehe Abb. 137 zur Morphologie vgl. Bauplan S. 300.

Chemische Charakteristika:

Calciumoxalat ist durchgehend vorhanden, wenn auch nur seltener (Musaceae) in Form von Raphiden.



Abb. 137: Zingiberales. A–B Zingiberaceae: A *Zingiber officinale,* blühende Pflanze mit Rhizom (⅖ ×). B Blüte von *Curcuma australasica.* C Asymmetrische Blüte von *Canna iridiflora* (Cannaceae) (½ ×). Es bedeutet: st 3 Staminodien, sst seitliche Staminodien, stb einziges fertiles Staubblatt, a halb fertiles Staubblatt, l staminodiales Labellum, g Griffel, f Fruchtknoten, c Krone, k Kelch. (A nach Berg und Schmidt; B nach Hooker f.; C nach Schenck.)

Silikat: Interessant ist das allgemeine Vorkommen von Kieselsäureablagerungen, besonders charakteristisch in kleinen Zellen mit ungleich verdickten Wänden («Stegmata»).

Stärke: Sehr große, exzentrische Stärkekörner, vor allem in Rhizomen (maximal 75–130 µm groß).

Wegen des Stärkereichtums und gleichzeitigen Fehlens schädlicher Stoffe werden manche Früchte (Banane) und besonders Rhizome (Marantaceae, Cannaceae, s. dort) als Nahrungsmittel verwendet.

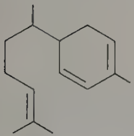
Exkrete: Verbreitet sind Exkretzellen (Abb. 139), die gerbstoffartige Substanzen führen (Vanillin/HCl positiv), aber auch, besonders in Zingiberaceae, ätherisches Öl und vom Phenylpropanstoffwechsel ableitbare Scharfstoffe enthalten, was die Verwendung mancher Rhizome als Gewürz- und Heilpflanzen erklärt (Ingwer etc., siehe Zingiberaceae).

Die 4 wichtigsten Familien lassen sich insbesondere durch eine verschiedene Ausbildung des Androeceums charakterisieren (Abb. 138).

1. *Familie:* **Musaceae** (ca. 200) mit der Gattung *Musa,* uralte, formenreiche Kulturpflanzen (Stauden mit Scheinstämmen; ursprünglich aus SO-Asien stammend), die Obst- und Mehlfrüchte (Bananen), aber auch Fasern (Manilahanf) liefern.

Musaceae	Zingiberaceae	Marantaceae Cannaceae	
			Androeceum eine Theke fertil petaloides Staminodium eventuell ausgefallen * ausgefallen
± radiär bis dorsiventral	dorsiventral	asymmetrisch	Blütensymmetrie

Abb. 138: Androeceum und Blütensymmetrie bei Zingiberales.



Zingiberen

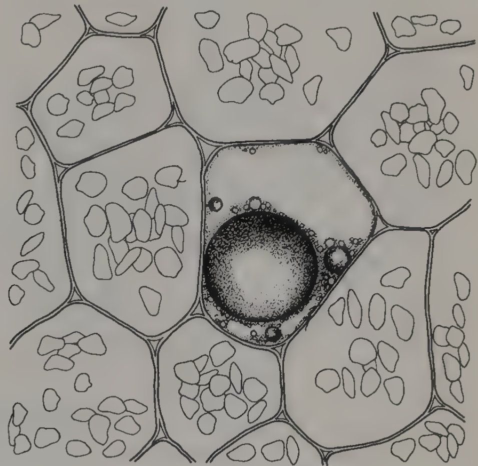
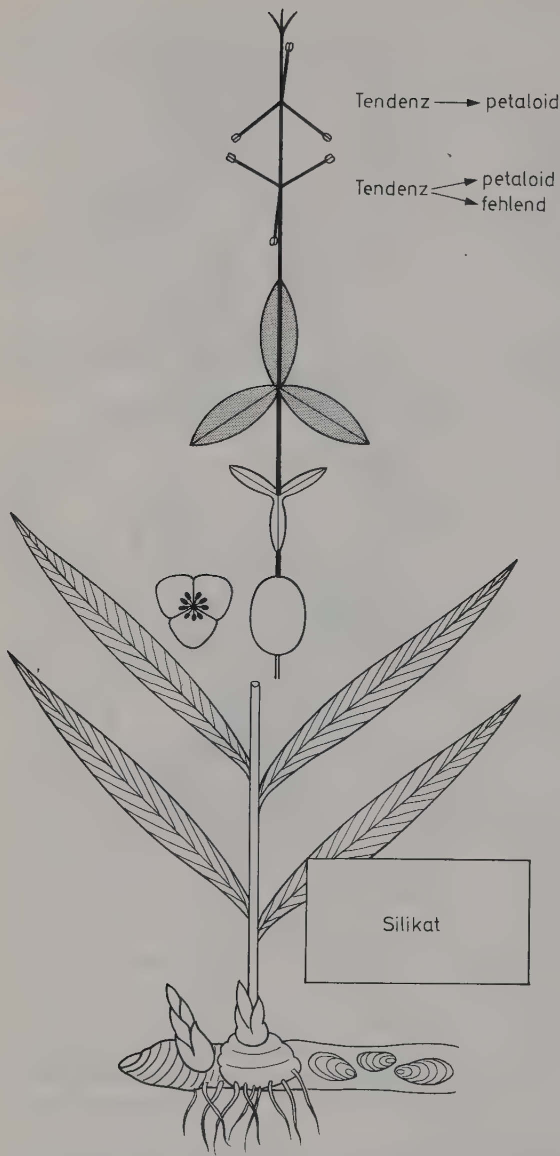


Abb. 139: Exkretzelle (mit Öltropfen) im stärkereichen Parenchym des Rhizoms von *Zingiber officinale* (vergr.; Orig.).

2. *Familie:* **Zingiberaceae** (1500). Die Zingiberaceen sind besonders charakterisiert durch Exkretzellen (Abb. 139), die neben ätherischen Ölen auch nichtflüchtige Verbindungen (Harze, Farbstoffe, Scharfstoffe) enthalten. Es handelt sich um Stoffe sowohl des Terpen- wie des Phenylpropan-Biosyntheseweges:

a) **Terpene.** Als Hauptbestandteile der Zingiberaceen-Öle findet man sauerstoffhaltige Monoterpene (Borneol, Campher, Cineol, u. a.) und Mono- oder Sesquiterpenkohlenwasserstoffe (Camphen, Pinen bzw. Zingiberen u. a.).

b) Unter den **Phenylpropankörpern,** die insgesamt neben den Terpenstoffen etwas zurücktreten, dominieren Zimtsäurederivate, besonders als nichtflüchtige Bestandteile. So treten in manchen ätherischen Ölen Zimtsäure und p-Hydroxyzimtsäure hervor. In *Curcuma*-Arten finden sich in Idioblasten gelbe Pigmente («Curcumine»), auf die z. B. die Färbung des Curry-Pulvers zurückgeht. Verschiedene Zingiberaceen, besonders die Ingwer-Pflanze (*Zingiber officinale*) enthalten nichtflüchtige Scharfstoffe, die als Phenylpropankörper mit verlängerter Seitenkette aufgefaßt werden können.



A: nur bei *Ravenala* (Strelitziaceae) mit 6 fertilen Staubblättern, sonst reduziert auf 5 (Musaceae), 1 (Zingiberaceae) oder ½ (= 1 fertile Theka, bei Marantaceae und Cannaceae); die Staminodien sind meist in auffällige Petalen umgewandelt (vgl. auch Abb. 113).

Perianth: groß und auffällig gefärbt, insbesondere bei Marantaceae und Cannaceae unter Einbeziehung petaloider Staminodien. Oft in Kelch und Krone geschieden.

G: aus 3 Fruchtblättern synkarp verwachsen. Fruchtknoten unterständig.

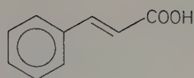
Blü: vielfach zygomorph oder asymmetrisch, nur selten mit fast radiärer Symmetrie *(Ravenala)*.

Pfl: Stauden mit stärkereichem Rhizom; Stärkekörner groß, exzentrisch. Blätter meist zweizeilig gestellt, oft fiedernervig, in einigen Fällen mit Blattstiel.

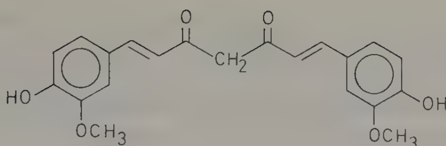
Bauplan der Zingiberales

Wegen der genannten Scharfstoffe, der gelben Pigmente und der ätherischen Öle werden viele Arten der Zingiberaceae als Gewürze oder Arzneidrogen genutzt:

Die Rhizome von *Zingiber officinale* und *Alpinia officinarum* dienen als Aromatica acria; sie enthalten im ätherischen Öl überwiegend Terpene, daneben auch die erwähnten Scharfstoffe. *Zingiber* spielt ebenfalls als Gewürz (Ingwer) eine wichtige Rolle. Ähnliche Verwendung finden Kardamomen, die Früchte von *Elettaria cardamomum*. Ihre Samen liefern ein Gewürz, das ein terpenreiches ätherisches Öl enthält.



Zimtsäure



Curcumin I

Die gelben Pigmente vom Typ des Curcumins kommen vor allem in den Rhizomen von *Curcuma longa* und *Curcuma zanthorrhiza* vor. Beide Drogen werden als gallenwirksame Mittel benutzt (Cholagoga), wobei die galletreibende Wirkung sowohl den Curcuminen als auch den Terpenbestandteilen des ätherischen Öls zugeschrieben wird. Während *Curcuma zanthorrhiza* («Temoe Lawak», Javanische Gelbwurz) nur als Arzneidroge Verwendung findet (die galletreibende Wirkung ist ausgeprägter als bei *C. longa*), spielt *C. longa* auch als Gewürz- und Färbemittel eine Rolle, z. B. als Bestandteil des Curry-Pulvers, einer Gewürzmischung aus mehreren bis vielen Bestandteilen, für die es unterschiedliche Rezepte gibt. Neben *C. longa* sind fast immer Koriander, Ingwer und Bockshornkleesamen, daneben auch Kardamomen, Pfeffer, Paprika, Nelken, Piment, Muskat u. a. m. anzutreffen.

Nur noch wenig verwendet wird das Rhizom von *Curcuma zedoaria* («Rhizoma Zedoariae»). – Als Pfefferverfälschung sind die Früchte von *Aframomum melegueta* (obsolete Droge «Grana Paradisi») beschrieben worden, die ätherisches Öl und Scharfstoffe enthalten.

Rhizome einiger Arten der Zingiberaceae, die wie die der meisten Zingiberales sehr stärkehaltig sind, werden zur Stärkegewinnung herangezogen. *Curcuma angustifolia, C. rubescens* und *C. leucorrhiza* liefern z. B. das «ostindische Arrowroot».

3. *Familie:* **Marantaceae** (350). Rhizome von *Maranta arundinacea* liefern ebenfalls Stärke (Amylum Marantae = Westindisches Arrowroot).

4. *Familie:* **Cannaceae** (30) mit der einzigen Gattung *Canna*, im trop.-subtrop. Amerika beheimatet: *Canna indica* und Bastarde als Zierpflanzen, *Canna edulis* wegen stärkehaltiger Knollen (Stärkemehl als «Queensland-Arrowroot») kultiviert.

Arznei- und Nutzpflanzen der Zingiberales

Musaceae. *Musa*-Hybriden aus den Wildarten *M. acuminata* Colla und *M. balbisiana* Colla (Bananen), *M. textilis* Nee (Faserbanane, Manilahanf).

Zingiberaceae. *Alpinia officinarum* Hance (Rhizoma Galangae), *Curcuma longa* L. (Rhizoma Curcumae; «Curry»), *C. zanthorrhiza* (Rhizoma Curcumae zanthorrhizae), *C. zedoaria* Rosc. (Rhizoma Zedoariae), *Elettaria cardamomum* (L.) Maton (Fructus Cardamomi), *Zingiber officinale* Rosc. (Rhizoma Zingiberis, neuerdings gegen Reisekrankheit, «Ingwer»).

Marantaceae. *Maranta arundinacea* L. (Amylum Marantae).

Cannaceae. *Canna edulis* Ker-Gwal. (Stärke).

2. Ordnung: Bromeliales

Einzige Familie sind die **Bromeliaceae** (1700). Schmalblättrige, terrestrische (*Ananas comosus*) oder epiphytische Pflanzen des tropischen Amerika; manche sind Zierpflanzen. Verschiedene Bromeliaceen enthalten aktive Proteinasen, die z. B. aus dem frischen Fruchtsaft oder dem Stammgewebe von *Ananas comosus* (= *A. sativus*) in technischem Maßstab gewonnen werden können. Das «Bromelin» ist ein dem Papain und Ficin ähnliches proteolytisches Enzym, das im Rahmen der Substitutionstherapie bei «Verdauungsschwäche» arzneiliche Anwendung findet, neuerdings auch bei entzündli-

chen Prozessen und – jedoch umstritten – als Rohextrakt («Bromelain») zur Bekämpfung malignen Wachstums empfohlen wird.

Arznei- und Nutzpflanzen der Bromeliales

Bromeliaceae. *Ananas comosus* (L.) MERR. (SYN. *A. sativus* [LINDL.] SCHULT. f.) (Ananas; Bromelin).

Literatur Zingiberidae

MAHANTY, H. K.: A cytological study of the Zingiberales with special reference to their taxonomy. Cytologia 35: 13–49, 1970.

ORTLIEB, U. und S. WINKLER: Ökologische Differenzierungsmuster in der Evolution der Bromeliaceen. Bot. Jahrb. Syst. 97: 586–602, 1977.

RAUH, W.: Bromelien. Ulmer-Verlag, Stuttgart, 2. Aufl., 1981.

SHARMA, A. K. and I. GROSH: Cytotaxonomy of the family Bromeliaceae. Cytologia 36: 237–247, 1971.

WILLIAMS, C. A. and J. B. HARBORNE: The leaf flavonoids of the Zingiberales. Biochem. Syst. Ecol. 5: 221–229, 1977.

WILLIAMS, C. A.: The systematic implications of the complexity of the leaf flavonoids in the Bromeliaceae. Phytochemistry 17: 729–734, 1978.

N. N.: Ananas, Aspekte einer Monokultur. BIUZ 10: 148, 1980.

Unterklasse: Commelinidae

Die weitgehend zur Windblütigkeit übergegangenen Commelinidae haben sich parallel zu den zoogamen Liliidae aus gemeinsamen Vorfahren entwickelt. Unter weiteren wichtigen Unterscheidungsmerkmalen gegenüber den Liliidae fällt besonders das Fehlen der floralen Nektarien auf.

Wir unterscheiden folgende Ordnungen:

1. Commelinales
2. Eriocaulales
3. Restionales
4. Juncales
5. Cyperales
6. Poales

Als relativ ursprüngliche Ordnung mit gut entwickeltem, in Kelch und Krone gegliedertem Perianth, 6 (oder 3) Staubblättern und Insektenbestäubung sind die

Commelinales aufzufassen. Zu den **Commelinaceae** (600) gehört z. B. die Zierpflanze *Tradescantia*.

Durch Perianthreduktion der Einzelblüten, aber gleichzeitiger Erhöhung der Auffälligkeit durch compositenartige Pseudanthien sind die noch insektenblütigen **Eriocaulales** (einzige Familie **Eriocaulaceae**, 1200) gekennzeichnet.

Die bereits grasartigen **Restionales** (500) haben eingeschlechtige und vereinfachte Blüten mit Windbestäubung.

Die drei folgenden Ordnungen umfassen die auch in unserer Flora in großer Zahl und Artenfülle vorkommenden Hainsimsen, Simsen, Binsen, d. h. (Ried- oder Sauer-) «Gräser» und Süßgräser: Juncales, Cyperales, Poales.

Alle Pflanzen wachsen horstig oder besitzen – oft stärkehaltige – Ausläufer. Tracheen finden sich – im Gegensatz zu den meisten vorhergehenden Ordnungen – in der ganzen Pflanze. Die Spaltöffnungen sind durchweg von 2 Nebenzellen begleitet. Alle Pflanzen sind **windblütig** und haben dementsprechend unauffällige, stark vereinfachte Blüten. Die Pollenkörner sind immer trinukleat, die Fruchtknoten oberständig. Die Samenanlagen besitzen 2 Integumente und die aus ihnen entstandenen Samen ein stärkereiches Endosperm (Nutzpflanzen!).

Den meisten Cyperales und Poales ist auffällige Silikatspeicherung eigen, während Calciumoxalatkristalle durchweg fehlen. Stärke findet sich oft in großen Mengen abgelagert, besonders im Endosperm und in den Rhizomen. Ein biochemisches Kennzeichen für die Juncaceae, Cyperaceae und Poaceae ist das nahezu auf diese drei Familien beschränkte Vorkommen einer durch Shikimisäure aktivierbaren Dehydroquinate – Hydrolase.

Zumeist noch die typische Blütenformel der Liliales zeigt die

4. Ordnung: Juncales, mit der Familie der **Juncaceae** (Binsengewächse, 300).

Im Blütenaufbau stimmen sie mit den Liliaceae überein: meist ✳P3+3 A3+3 G(3), doch ist ihr Perigon unscheinbar und trockenhäutig. Die Blüten stehen oft in reichblütigen, kopfigen bis rispigen Blütenständen (Abb. 140). Die aus einer Pollenmutterzelle sich entwickelnden Pollenkörner bleiben als Tetrade zusammen. Aus den oberständigen Fruchtknoten entwickeln sich vielsamige oder – bei *Luzula* – 3-samige Kapselfrüchte. Der Embryo ist in ein mehliges, stärkereiches Endosperm eingebettet.

Über Verkieselungen oder sonstige auffällige Inhaltsstoffe ist nichts Sicheres bekannt.

Einheimisch sind die Gattungen *Juncus* (Binse) mit röhrigen oder rinnigen, kahlen Blättern sowie *Luzula* (Hainsimse), deren flache, grasartige Blätter oft locker und lang weißlich behaart sind.

5. Ordnung: Cyperales, mit der einzigen Familie **Cyperaceae** (4000).

Die wichtigsten morphologischen Merkmale der Riedgräser gehen aus dem Bauplan S. 304 hervor, wobei bedeutsame Differentialmerkmale gegenüber den «Süßgräsern» fett gedruckt sind; vgl. auch Abb. 141.

Chemische Eigenschaften:

Silikat: Mit den Poaceae haben die Cyperaceae die auffällig häufige Ablagerung von Kieselkörpern in Epidermiszellen gemeinsam; die Form dieser Kieselkörper aber ist in beiden Familien total verschieden. Bei den Cyperaceen sind es besonders oft sogenannte Kegelzellen, über subepidermalen Fasersträngen gelegen;sie erinnern an die Stegmata der Zingiberales und Palmen; Abb. 142.



Abb. 140: *Juncus articulatus* (Juncaceae). Blütenstand, Blüte und Gynoeceum (teilw. vergr.; nach SCHIMPER).

G: 3 (oder 2) Fruchtblätter sind zu einem oberständigen Fruchtknoten verwachsen, bei der Gattung *Carex* vom Utriculus (= Tragblatt der ♀ Blüte) umhüllt (Scheinfrucht!). Ovar 1-fächerig, mit 1 basalen und anatropen Samenanlage. Embryo im mehligen, stärkereichen Endosperm **eingebettet.** 1-samige Nußfrüchte.

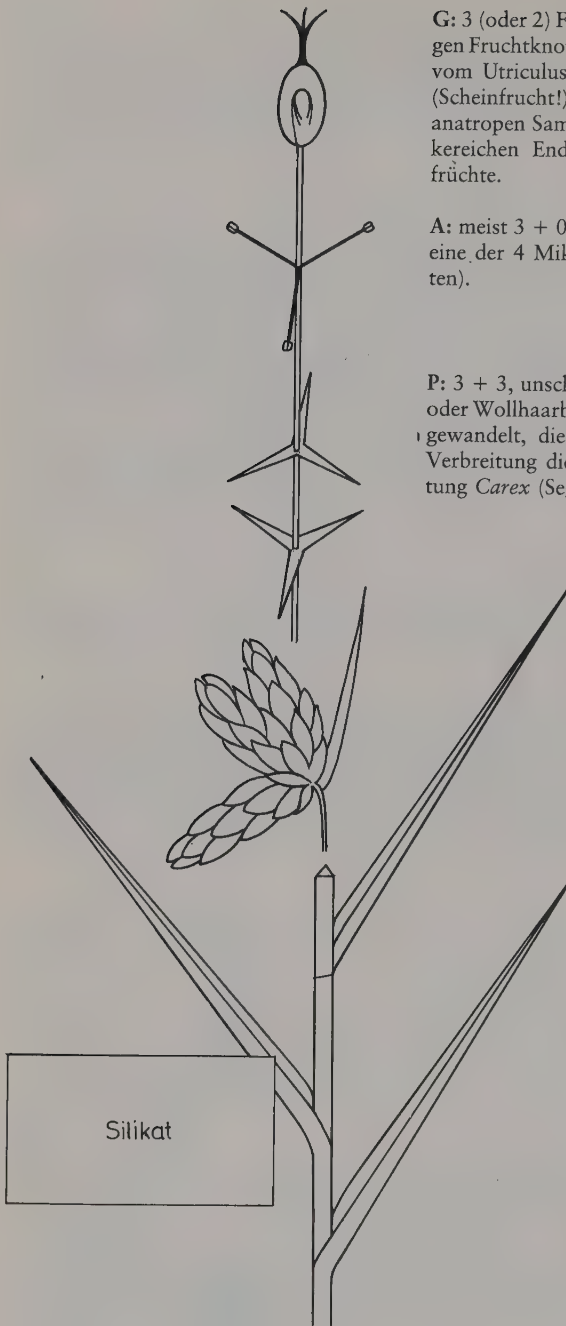
A: meist 3 + 0. Pollen in **Pseudomonaden** (d. h. nur eine der 4 Mikrosporen einer Tetrade bleibt erhalten).

P: 3 + 3, unscheinbar, zu Borsten (*Scirpus;* Simsen) oder Wollhaarbüscheln (*Eriophorum;* Wollgras) umgewandelt, die an der Frucht verbleiben und der Verbreitung dienen. Bei der eingeschlechtigen Gattung *Carex* (Seggen) völlig fehlend.

Blü: zwittrig oder eingeschlechtig, in reichblütigen Blütenständen.

Bl: 3-zeilig angeordnet, mit fast immer **geschlossener** Scheide.

Pfl: Stengel oft **scharf-3-kantig,** markhaltig.



Bauplan der Cyperales

Abb. 141: Cyperales. A–B *Eriophorum angustifolium* («Wollgras»), Fruchtstände (1 ×) und Blüte (vergr.). C *Schoenoplectus lacustris,* Blüte (4 ×). D *Carex hirta,* blühender Sproß mit ♂ (oben) und ♀ Ährchen. E ♀ und F ♂ Blüte von *Carex*; u = Utriculus (ca. 15 ×). (A, B nach HOFFMANN; C nach FIRBAS; D nach HEGI, verändert; E, F nach WALTER.)

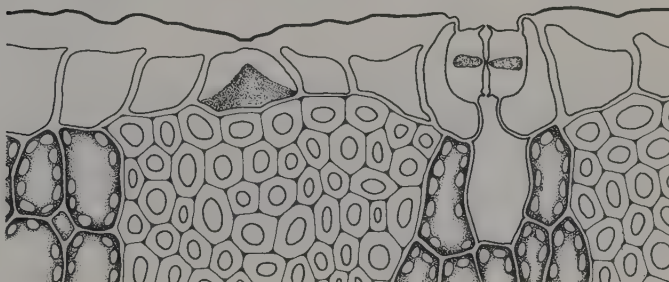


Abb. 142: Kiesel-Kegelzelle über subepidermalem Faserstrang im Blatt von *Cyperus alternifolius* (vergr., Orig.).

Polyphenole: Procyanidine und Flavonole sowie die davon abgeleiteten Gerbstoffe kommen häufig vor, oft in Gerbstoffidioblasten, die die für Procyanidin-Gerbstoffe und Catechine typische Rotfärbung mit Vanillin/HCl ergeben. Interessanterweise weichen die Caricoideae (hierzu Gattung *Carex*) in der Polyphenolführung gänzlich ab und nähern sich in dieser Beziehung den Poales: sie enthalten nur sehr sporadisch Procyanidine und Flavonole, stattdessen reichlich Flavone bzw. Glykoflavone.

Ätherisches Öl kommt, wie bei den Poales, in gestreckten Idioblasten zuweilen vor. Bestandteile der Öle sind, soweit untersucht, Mono- oder Sesquiterpene.

Stärke: Rhizome und Samen sind stärkereich. *Cyperus esculentus* (Erdmandel) mit eßbaren Rhizomknollen, die neben Stärke viel fettes Öl enthalten.

Viele Sumpf- und Moorpflanzen. Auf Hochmooren bilden die Cyperaceae neben den Ericaceae das Hauptkontingent in der kleinen Gruppe dort vorkommender Blütenpflanzen:

Eriophorum vaginatum, im W auch *E. angustifolium* (Wollgräser), *Trichophorum cespitosum* agg. (Moorbinse), *Rhynchospora alba* (Schnabelsimse), *Carex limosa*, auch *C. pauciflora* (Seggen).

Cyperus papyrus (trop. Afrika) lieferte im alten Ägypten schon vor 2400 v. Chr. «Papier» aus gepreßten und aneinandergeklebten Längsscheiben des Markes.

Die **6. Ordnung: Poales** (Glumiflorae) mit der einzigen Familie **Poaceae** (= Gramineae, 8000), den Gräsern, umfassen eine besonders für den Menschen außerordentlich wichtige Gruppe. Sie bilden den Grundstock der Steppen-, Savannen- und Grünlandvegetation und sind hier wichtige Futterpflanzen für Wild- und Haustiere. Dem Menschen dienen sie in weiten Teilen der Welt als kohlenhydrat- und eiweißreiches Nahrungsmittel (Reis, Mais, Weizen etc.).

Die Blüten sind in ein- bis mehrblütigen Ährchen vereinigt und sitzen in der Achsel oft begrannter Deckspelzen. Sie sind im Zusammenhang mit der Anemogamie stark reduziert: In der Regel 3 Staubblätter mit langen Filamenten entlassen die monoporaten Pollenkörner. Meist 2 federige Narben des oberständigen und einfächrigen Fruchtkno-

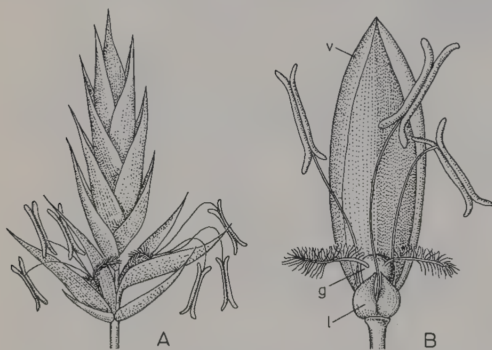


Abb. 143: *Festuca pratensis.* A Ährchen mit 2 Hüllspelzen, 2 offenen Blüten in der Achsel von Deckspelzen sowie 8 weiteren Deckspelzen mit geschlossenen Blüten (3 ×). B Einzelne Blüte (nach Entfernen der Deckspelze) mit v Vorspelze, l 2 Lodiculae, 3 Antheren sowie g Fruchtknoten mit 2 federigen Narben (6 ×, nach SCHENCK.)

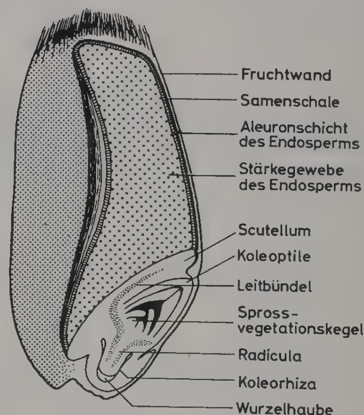


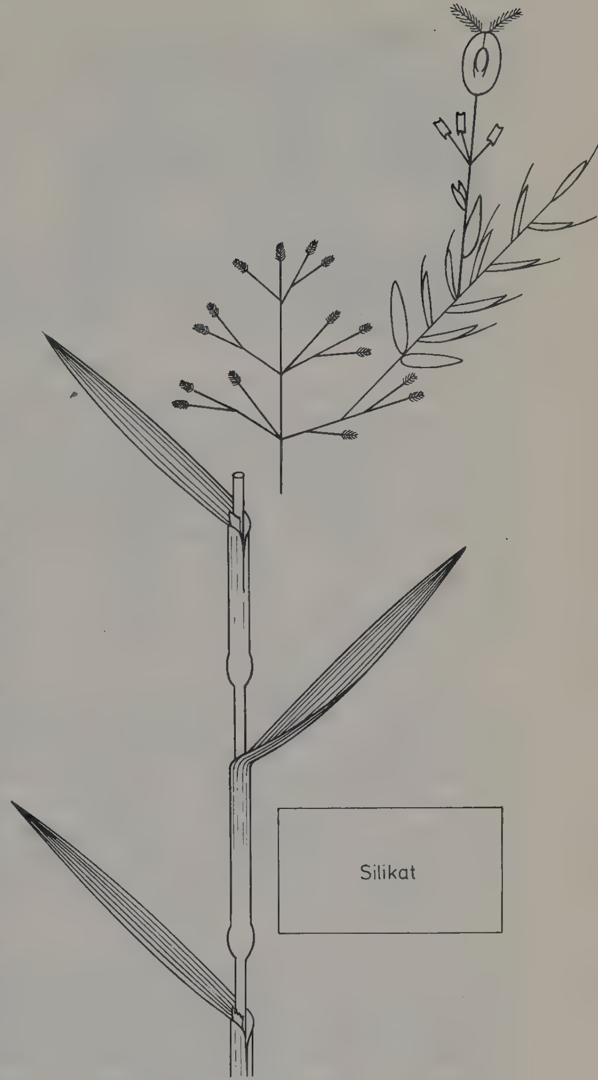
Abb. 144: *Triticum aestivum,* Karyopse. Medianer Längsschnitt durch Endosperm (punktiert) und den diesem anliegenden Embryo (vergr., nach GASSNER, veränd.).

G: oberständig, pseudomonomer.
Fruchtknoten 1-fächerig, mit 1 vorwiegend orthotropen (bis anatropen) Samenanlage.
1-samige Nußfrüchte; Fruchtwand und Samenschale verwachsen («Karyopse»). Embryo dem mehligen, stärkereichen Endosperm seitlich anliegend. Keimblatt zu einem dem Endosperm benachbarten, schildförmigen Saugorgan (Scutellum) umgebildet; Sproß- und Wurzelanlage von geschlossenen Scheiden (Koleoptile, Koleorhiza) umgeben, die nach der Keimung durchbrochen werden.

A: meist 3 + 0, selten noch 3 + 3 (z. B. bei manchen bambusartigen Gräsern).

P: unscheinbar und reduziert; heute zumeist so gedeutet: Von beiden Perianthkreisen ist jeweils das mediane Blatt ausgefallen; die beiden übrigen des äußeren Kreises sind zu einer – meist 2(!)-kieligen – Vorspelze verwachsen, die des inneren Kreises (selten sind noch alle 3 vorhanden) bilden kleine Schüppchen (Lodiculae), die als Schwellkörper das Öffnen der Blüte bewirken.

Blü: Blüten zu Ährchen vereinigt; entspringen in der Achsel oft begrannter Deckspelzen. Ährchen zumeist von 2 Hüllspelzen umgeben.
Rispengräser: Ährchen in rispigen Verzweigungssystemen, z. B. *Oryza sativa* (Reis), *Avena sativa* (Hafer).
Ährengräser: Ährchen sitzen un- oder kurzgestielt an unverzweigter Achse, z. B.: *Secale cereale* (Roggen), *Triticum aestivum* (Weizen), *Hordeum vulgare* (Gerste).
Ährenrispengräser: z. B. *Alopecurus* (Fuchsschwanz), *Phleum* (Lieschgras).
Fingergräser: Ähren zu mehreren fingerartig am Halmende, z. B. *Echinochloa crus-galli* (Hühnerhirse).



Bauplan der Poales

Bl: 2-zeilig angeordnet, an Knoten entspringend. Der Blattgrund als eng anliegende Stengelscheide, meist offen, bei manchen Gattungen (z. B. *Bromus,* Trespe) verwachsen. Am Grunde der Blattspreite befindet sich die Ligula (= Blatthäutchen), die bei den einheimischen Gattungen *Molinia* (Pfeifengras), *Phragmites* (Schilf) und *Danthonia* (Dreizahn) als Haarkranz ausgebildet ist.

Pfl: Stengel (Halm) rund, hohl, knotig.

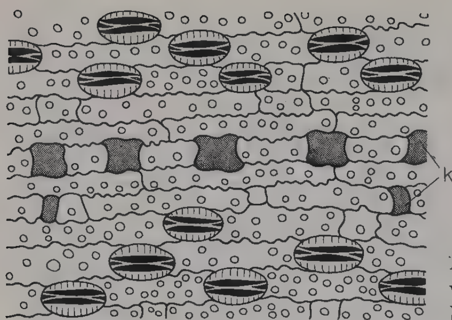


Abb. 145: Aschenbild eines Epidermisstückes von *Bambusa* (Poaceae) mit Spaltöffnungen und Kieselkurzzellen (k). (125 ×, nach Molisch.)

tens fangen die windverbreiteten Pollenkörner auf. Die zwei kleinen Schwellkörper öffnen die Blüten durch Abspreizen der Vor- von der Deckspelze. Schwellkörper wie Vorspelze werden als umgebildete Perianthblätter gedeutet. An den einsamigen Früchten («Karyopse») sind Samenschale und Perikarp verwachsen. Der Embryo liegt dem stärkereichen Endosperm seitlich an, dessen äußerste Schicht reich an Aleuronkörnern ist («Kleberschicht»). Die Blätter sind im Unterschied zu denen der Cyperaceen 2-zeilig angeordnet; ihr Blattgrund umfaßt den durchweg runden Stengel als eng anliegende Scheide.

Im einzelnen unterrichtet der Bauplan S. 307 über die morphologische Merkmale; vgl. dazu auch die Abb. 143 und 144.

Chemische Charakteristika:

Silikat: Wie bei den Cyperaceen sind auch hier Silikatkörper besonders in der Epidermis sehr verbreitet (während Oxalatkristalle vollkommen zu fehlen scheinen). Häufig trifft man die für die Gramineen typischen Kieselkurzzellen an (Abb. 145).

Proteine: Die äußerste Endospermschicht («Aleuronschicht») ist reich an Reserveeiweiß (auch bei den Cyperales). Neben Globulinen und Albuminen kommen die für Gräser charakteristischen Prolamine (in 70–80%igem Alkohol löslich) und Glutenine (= Gluteline, mit verdünnten Säuren und Laugen extrahierbar) vor. Sie bilden das Gluten (Klebereiweiß) der Getreidekörner.

Stärke: Die Samen sind außerordentlich stärkereich. Die Stärkekörner sind einfach (Roggen, Weizen, Gerste) oder vielfach zusammengesetzt (Hafer, Reis). Einige Gräser sind zu Getreidepflanzen herangezüchtet worden (größeres Korn, verringerte Brüchigkeit der Ährenspindel, z. T. leichtere Ablösung aus den Spelzen) und repräsentieren auf Grund ihres Protein- und Stärkegehaltes die wichtigsten Nutzpflanzen des Menschen: *Avena sativa* (Hafer), *Triticum aestivum* (Saatweizen), *Secale cereale* (Roggen), *Zea mays* (Mais, Ursprung in Mittelamerika; Pflanzen einhäusig: ♂ Blüten in endständigen Rispen, ♀ Blüten in seitenständigen [Mais-]Kolben), *Oryza sativa* (Reis; Heimat Südostasien, dort seit Jahrtausenden in Kultur, heute weltweit angebaut), *Panicum miliaceum* (Rispenhirse), *Setaria italica* (Kolbenhirse), *Pennisetum glaucum* (Perlhirse), *Sorghum bicolor* (Mohrenhirse, Durrha); alle Hirsen in trop.-subtropischen Trockengebieten angebaut.

In Mitteleuropa sind um die Mitte des 5. Jahrtausends v. Chr. mit dem Beginn des Ackerbaues bereits nachgewiesen: *Triticum monococcum* (Einkorn, diploid) und *T. dicoccon* (Emmer, tetraploid) sowie *Hordeum vulgare* (Vielzeilgerste in Nackt- und Spelzform), die sich im östlichen Mittelmeerraum entwickelt hatten und dort z. T. Jahrtausende vorher in Kultur waren. Später kamen Roggen (*Secale cereale*) und Hafer (*Avena sativa*) dazu, die wohl zuerst als Getreideunkräuter auftraten.

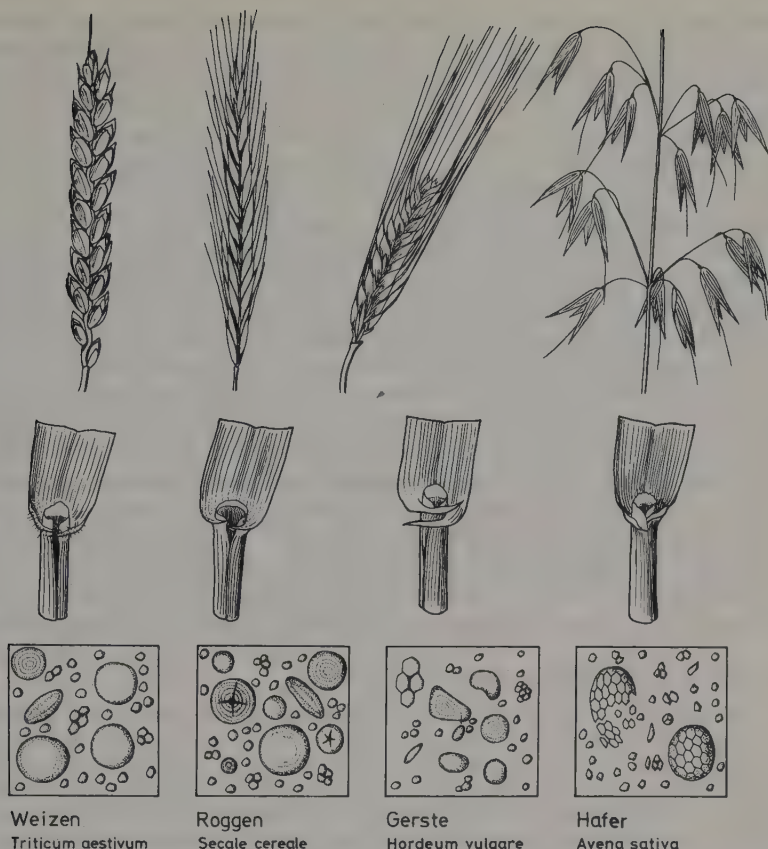


Abb. 146: Die vier wichtigsten Getreidearten Mitteleuropas mit Fruchtstand (verkl.), Blattgrund (ca. 1 ×) und Stärkekörnern (vergr., nach GASSNER).

Die einheimischen Getreidearten lassen sich anhand der Abb. 146 unterscheiden. In Rhizomen und vegetativen Organen der Gräser wird entweder Stärke bzw. Saccharose gespeichert («Zuckergräser», vorwiegend tropischer Verbreitung, wie Mais, Hirse oder Zuckerrohr [*Saccharum officinarum*], aus dessen Mark durch Auspressen die Saccharose gewonnen wird) oder aber Fruktosane («Fruktangräser» ± temperierter Klimate, mit einem Großteil der *Festuca*-artigen Gräser identisch, z. B. *Secale, Triticum, Hordeum, Festuca*).

Bei den **Fruktosanen** der Poales handelt es sich nicht um eine einheitliche Gruppe von Verbindungen. Neben Fruktosanen vom Inulintyp (2 → 1-Bindungen der Fructosemoleküle) kommen, vor allem in den vegetativen Organen, überwiegend Fructosane vom Phleintyp (2 → 6-Bindung) vor. Das Triticin aus *Agropyron*-Arten schließlich stellt einen Inulin-Phlein-Mischtyp dar. Wenn man berücksichtigt, daß der Polymerisationsgrad der verschiedenen Fruktosane sehr unterschiedlich sein kann, wird die Mannigfaltigkeit dieser Stoffgruppe deutlich.

Ätherisches Öl kommt in schlauchförmigen Zellen mit verkorkter Wand vor, wenn auch weitgehend beschränkt auf die Triben der Andropogoneae (hierzu gehört u. a. das

Zuckerrohr); Von *Cymbopogon nardus* (syn. *C. winterianus*) stammt das hauptsächlich Citronellal und Geraniol enthaltende «Oleum Citronellae», das als Ersatz für echtes Melissenöl zur Herstellung von «Melissengeist» gebraucht wird. Andere *Cymbopogon*-Arten liefern verschiedene, als Parfumöle geschätzte ätherische Öle (Palmarosaöl, Lemongrasöl u. a.) und werden deshalb in tropischen Gebieten vielfach kultiviert. Vorherrschende Bestandteile der Öle sind Mono- und Sesquiterpene, während Phenylpropankörper (z. B. Methyleugenol) nur selten in größerer Menge vorkommen. Das von verschiedenen *Vetiveria*-Arten stammende Parfumöl wird – im Gegensatz zu allen anderen Ölen – aus den unterirdischen Organen destilliert.

Cumarine: Cumarinderivate treten in Spuren vermutlich in allen Gräsern auf. Akkumulation ist aber selten und bisher nur von *Anthoxanthum odoratum,* «Ruch»-gras (ca. 1% Cumarin im Sproß) und *Hierochloë odorata,* «Wohlriechendes» Mariengras bekannt. Genuin liegt Cumarin als *β*-Glukosid der o-Cumarinsäure vor.

Allergene. Eine medizinisch-pharmazeutische Bedeutung kommt den Gräsern als Windbestäubern schließlich noch insofern zu, als ihre Pollen Inhalationsantigene sind, die nach Kontakt mit den Schleimhäuten prädisponierter Personen zur Bildung von Antikörpern führen. Die bei erneutem Kontakt mit dem «Allergen» auftretende, als «Heuschnupfen» bekannte allergische Erkrankung wird durch eine Antigen-Antikörper-Reaktion und eine damit gekoppelte Freisetzung von Histamin und verwandten Verbindungen aus den sensibilisierten Gewebszellen verursacht.

Für diagnostische Zwecke (Feststellung des Allergens durch Hauttests) werden daher Pollenzubereitungen (auch von anderen Windblütlern) als Testantigene gebraucht.

Arznei- und Nutzpflanzen der Commelinidae

Cyperaceae. *Carex arenaria* agg. (Rhizoma Caricis), *Cyperus esculentus* L. (Erdmandel).

Poaceae. *Avena sativa* L. (Hafer), *Bambusa vulgaris* Schrad. ex J. C. Wendl (Bambussprosse), *Cymbopogon*-Arten (Oleum Citronellae), *Hordeum vulgare* L. (zweizeilige Braugerste; mehrzeilige Futtergerste), *Oryza sativa* L. (Reis; Amylum Oryzae), *Panicum-, Setaria-, Sorghum*-Arten sowie weitere Gattungen (Hirse), *Saccharum officinarum* L. (Zuckerrohr; Saccharum), *Secale cereale* L. (Roggen), *Triticum aestivum* L. (Saatweizen; Amylum Tritici, Weizenkeimöl), *T. durum* Desf. (Hartweizen), *Zea mays* L. (Mais; Amylum Maydis). Viele Grasarten (Pollen-Allergene).

Literatur Commelinidae

Arekal, G. and S. N. Ramaswamy: Embryology of *Eriocaulon hookerianum* Stapf and the systematic position of Eriocaulaceae. Bot. Not. 133: 295–309, 1980.

Clifford, H. T.: Monocotyledon classification with special reference to the origin of the grasses (Poaceae). Bot. J. Linn. Soc. 63, Suppl. 1: 25–34, 1970.

Harborne, J. B. and C. A. Williams: Flavonoid patterns in leaves of Gramineae. Biochem. Syst. Ecol. 4: 267–280, 1976.

Hochuli, P. A.: Ursprung und Verbreitung der Restionaceen. Viertelj.schr. Naturf. Ges. Zürich 124: 109–131, 1979.

Jones, K. and C. Jopling: Chromosomes and the classification of the Commelinaceae. J. Linn. Soc. Bot. 65: 129–162, 1972.

Macfarlane, T. D. and L. Watson: The circumscription of Poaceae subfamily Pooideae, with notes on some controversial genera. Taxon 29: 645–666, 1980.

Rath, S. P. and S. N. Patnaik: Cytological studies in Cyperaceae with special reference to its taxonomy. Cytologia 39: 341–352, 1974.

Shah, C. K.: Morphology and embryology of the family Cyperaceae – an appraisal. Adv. Pl. Morph. 1972: 102–112, 1974.

Williams, C. A., J. B. Harborne and H. T. Clifford: Flavonoid patterns in the monocotyledons. Flavonols and flavones in some families associated with the Poaceae. Phytochemistry 10: 1059–1063, 1971.

Williams, C. A. and J. B. Harborne: Luteolin and daphnetin derivatives in the Juncaceae and their systematic significance. Biochem. Syst. Ecol. 3: 181–190, 1975.

Unterklasse: Arecidae
(= Spadiciflorae [Spadix = Kolben])

Bei den Arecidae handelt es sich um vorwiegend tropisch-subtropische Pflanzen mit häufig auffällig großen Blättern, deren Nervatur oft nicht den für die Liliatae sonst typischen Parallelverlauf zeigt. Die in der Regel unscheinbaren, meist eingeschlechtigen Blüten (Übergang zur Windbestäubung!) sitzen in Vielzahl an mehr oder weniger kolbenförmigen Achsen und sind von einem manchmal auffällig gefärbten Hochblatt (= Spatha) umgeben. Die meist 3 Fruchtblätter sind manchmal noch frei (chorikarp), sonst zu einem immer oberständigen, coenokarpen Fruchtknoten verwachsen. Die Spaltöffnungsapparate haben 2 oder mehr (meist 4) Nebenzellen ausgebildet; abweichende Verhältnisse existieren nur bei den insgesamt stark rückgebildeten Lemnaceae. Häufig stellt man eine Akkumulation von Gerbstoffen, oft in schlauchförmigen Idioblasten, sowie von Calciumoxalatraphiden fest.

Die Arecidae enthalten 3 nur locker miteinander verbundene Pflanzengruppen, die auch als Überordnungen zusammengefaßt werden können (**Arecanae, Aranae, Typhanae**):
Arecales (= Palmales) mit den **Pandanales** ein alter, isolierter Formenkreis, dessen Existenz schon für die Kreidezeit nachgewiesen ist,
Arales
Typhales mit unsicherer taxonomischer Stellung

1. Ordnung: Arecales (= Palmales)

mit der einzigen Familie **Arecaceae** (= Palmae, 3500), den Palmen. Diese baumförmigen, pantropisch verbreiteten Gewächse mit primärem Dickenwachstum sind besonders im Amazonasgebiet und in Südostasien reich entwickelt.

Über den Bauplan, insbesondere die morphologischen Merkmale unterrichtet die Übersicht S. 312.

Chemische Eigenschaften:

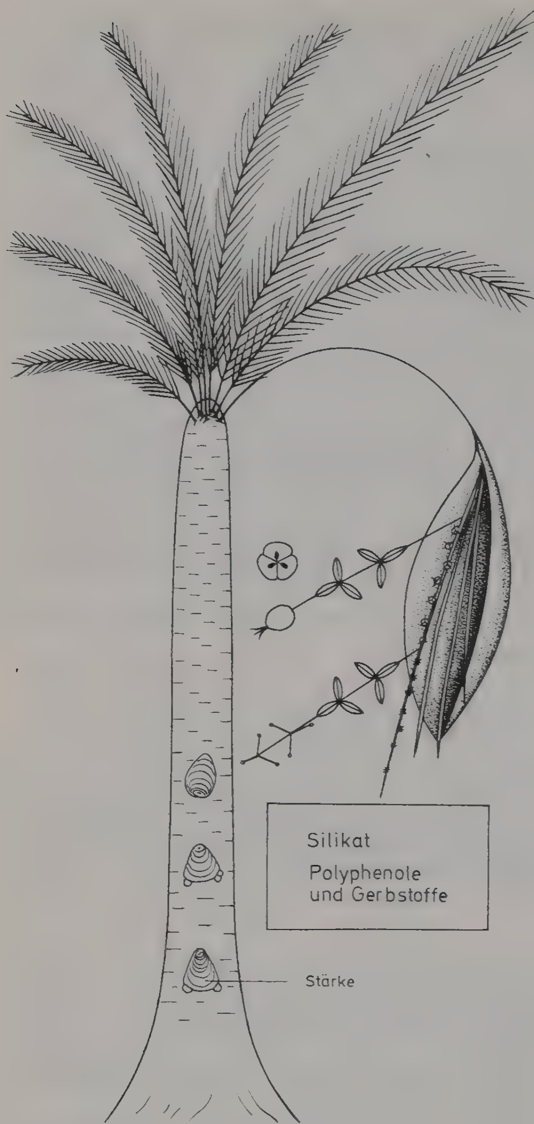
Gerbstoffe: Die Akkumulation von Polyphenolen, Gerbstoffen und verwandten Verbindungen (Procyanidine, rote Farbstoffe des «Palmendrachenblutes» u. a.) ist als wichtiger Merkmalskomplex anzusehen.

Oxalat: Raphidenzellen sind allgemein verbreitet; seltener findet man Calciumoxalatkristalle in Form von Drusen oder Einzelkristallen.

Silikate: Verkieselungen treten allgemein auf, u. a. in Form der auch bei den Zingiberales vorkommenden Stegmata.

Kohlenhydrate: Samen mit sehr dickwandigem, hartem («vegetabilisches Elfenbein» von *Phytelephas-*, *Coclocces-* und *Hyphaene*-Arten zur Knöpfe-Herstellung!), grob getüpfeltem Endosperm (sog. Hornendosperm u. a. bei *Areca, Phoenix*) enthalten in den Zellwänden viel «Reservezellulosen», und zwar überwiegend Mannane neben Galaktomannanen. Stärke fehlt im Endosperm, wird dagegen im Mark der Stämme akkumuliert (Sagogewinnung, hauptsächlich aus *Metroxylon sagu*). Der Wundsaft ist reich an Saccharose. Er liefert nach Vergärung Palmwein, dieser nach Destillation Arrak.

Fette Öle: Samen mit verhältnismäßig weitlumigen Endospermzellen (*Cocos, Elaeis*) enthalten als Hauptreservestoff fettes Öl. Diese Samenöle sind für die Familie der Palmen



Bauplan der Arecales

Bl: am Ende des Stammes oft ein Schopf großer, langgestielter Blätter. Blattspreite ungeteilt angelegt, aber gefältet (plicat), später strahlig («Fächerpalmen») oder fiederartig («Fiederpalmen») geteilt.
Blattnervatur auf einen Typus zurückgehend, der dem des Zingiberaceenblattes ähnelt: von einem starken Mittelnerv gehen parallele Seitennerven schräg zum Rande.

G: chorikarp oder – meist – synkarp. 3 Fruchtblätter bilden einen meist 3-fächerigen Fruchtknoten.
Samen mit kleinem Embryo, der dem hornartigen, oft ruminierten (z. B. bei der *Areca*-Nuß) Endosperm seitlich anliegt.
Endospermbildung nukleär.
Beeren (Datteln!) oder Steinfrüchte (Kokosnuß!), deren großer Samen oft mit dem Endokarp fest verwachsen ist.

A: 3 + 3 oder mehr.

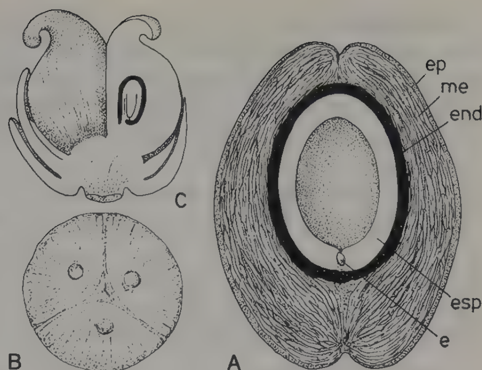
P: klein, unauffällig.

Blü: zwittrig, oft aber eingeschlechtig (1- oder 2-häusig), in z. T. verzweigten, schwach kolbenartigen Blütenständen, die von Scheiden («Spatha») ± umhüllt werden. Bestäubung durch Insekten (vereinzelt noch Nektar!) oder Wind.

Pfl: Holzpflanzen (meist Bäume) mit primärem Dickenwachstum.

dadurch kennzeichnend, daß Laurin- [C 12] und Myristinsäure [C 14] dominieren und Capryl-[C 8] wie Caprinsäure [C 10] in auffallend großen Mengen auftreten. Mit 80–95% ist der Anteil der gesättigten Fettsäuren sehr hoch (die Jodzahlen dementsprechend äußerst niedrig). Derartige Fette sind, ähnlich wie die Kakaobutter, bei Zimmertemperatur fest («Palmin») und finden als leichtschmelzende Masse in der Süßwarenindustrie und zu Speisezwecken Verwendung.

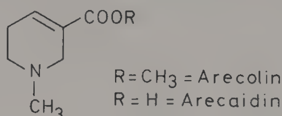
Abb. 147: Arecaceae. A–B *Cocos nucifera.* A Steinfrucht längs, mit ep Exocarp, me Mesocarp, end Endocarp, esp Endosperm und e Embryo (verkl.). B Steinkern von unten mit den 3 Keimlöchern (verkl.). C *Phoenix dactylifera*, ♀ Blüte längs, chorikarpes Gynoeceum (vergr.). (A, B nach WETTSTEIN; C nach BAILLON.)



Während die Samenöle zur Kennzeichnung der Familie offenbar gut geeignet sind, haben die Perikarp-Öle (z. B. das Palmöl des Handels, aus *Elaeis guinensis*) nur geringes taxonomisches Interesse, da die Fruchtöle der Angiospermen in ihrer Zusammensetzung weitgehend gemeinsame Züge tragen (Hauptfettsäuren sind Palmitin-[C 16] und Ölsäure [C 18; Δ 9]).

Wachse: Insbesondere Blätter und Blattstiele der Palmen sind von einer z. T. dicken Wachsschicht überzogen (Carnaubawachs des Handels, aus *Copernicia prunifera*-Blättern).

Alkaloide sind auf die Areca- oder Betelpalme (*Areca catechu*) beschränkt, wobei eine ± unbewußte Selektionierung alkaloidhaltiger Rassen durch den Menschen nicht ausgeschlossen erscheint.



Die Areca«nuß» (Semen Arecae) wird zusammen mit dem Blatt des Betelpfeffers (*Piper betle*) und Gewürzzusätzen in einer Mischung aus gebranntem Kalk in den Tropen vielfach als Genußmittel («Betel») verwendet. Durch den Kalkzusatz entsteht beim Kauen mittels alkalischer Verseifung aus dem parasympathomimetisch wirksamen Hauptalkaloid Arecolin das stimulierend wirkende Arecaidin. Auch die übrigen Alkaloide der Betelnuß sind partiell hydrierte Pyridinabkömmlinge.

Viele Palmen werden, wie schon erwähnt, auf Grund des Gehaltes an Kohlenhydraten (Stärke, Saccharose), fettem Öl, Wachs u. a. als Nutzpflanzen verwendet. Gipfelknospen mancher Palmenstämme werden als Palmkohl («Palmenherz») gegessen. Besondere Bedeutung haben:

Dattelpalme, *Phoenix dactylifera* (Sahara bis Indien). Nur eines der 3 freien Fruchtblätter (Chorikarpie!) entwickelt sich zu einer 1-samigen Beere («Dattel»-Frucht, Abb. 147). Eine verwandte Art, die SW-medit. (z. B. Spanien) Zwergpalme (*Chamaerops humilis*) ist die einzige in Europa wildwachsende Art.

Kokospalme, *Cocos nucifera* (an tropischen Küsten verbreitet). Der aus 3 verwachsenen Fruchtblättern (Coenokarpie) gebildete Fruchtknoten entwickelt sich zu einer 1-samigen Steinfrucht (Kokosnuß, Abb. 147 A). Das dicke, faserige Mesokarp dient zur Gewinnung der Kokosfaser. Das steinartig-harte Endokarp umschließt den Samen mit großem, fettreichem Endosperm, das teils flüssig («Kokosmilch»), teils fest ist («Kopra»). Die Kokosmilch gerade ausgereifter Kokosnüsse enthält Stoffe (1,3-Diphenylharnstoff?), die Zellteilung und Zellwachstum stimulieren können (wichtig für pflanzliche Gewebekulturen).

Die Ölpalme, *Elaeis guineensis* ist – neben der brasilianischen Babassupalme (*Orbignya speciosa*) – als Fettlieferant weltwirtschaftlich von besonderer Bedeutung und wird in steigendem Maße plantagenmäßig angebaut. Aus dem Perikarp der Früchte wird durch Pressung ein durch Carotinoide rötlich gefärbtes Öl (Palmöl) gewonnen, während die Samen anschließend noch das hochwertige Palmkernfett liefern.

Arznei- und Nutzpflanzen der Arecales

Arecaceae. *Areca catechu* L. (Semen Arecae, als Bandwurmmittel (vet.); Betel«nüsse» als Bestandteil des «Betelbissens»), *Cocos nucifera* L. (Kokosnüsse; Kopra), *Copernicia prunifera* (MILL.) H. E. MOORE (Carnaubawachs), *Elaeis guineensis* JACQ. (Palmöl), *Metroxylon sagu* ROTTB. u. a. Arten (Sago), *Orbignya speciosa* (MART.) BARB. RODR. (Babassuöl), *Phoenix dactylifera* L. (Datteln), *Serenoa repens* SMALL (= *Sabal serrulatum*) (Extr. der Früchte gegen Prostataadenom).

2. Ordnung. Pandanales mit der Familie **Pandanaceae** (880); «Schraubenpalmen».
Bäume oder Sträucher mit Stütz- und Kletterwurzeln und langen, ungeteilten und scharfstacheligen Blättern. Blüten eingeschlechtig, perianthlos, in endständigen, dichten Blütenständen. Calcium-oxalat-Raphidenbündel in schleimführenden Zellen.

3. Ordnung: Arales

Hier handelt es sich im Gegensatz zu den Arecales und Pandanales um vorwiegend krautige Pflanzen mit ± ungeteilten Blättern.

Über den Bauplan unterrichtet die S. 315!

Ca-Oxalat kommt in der Ordnung verbreitet vor, meist in Form von Raphidenbündeln, die in Schleim eingebettet sind; nicht selten sind auch Gerbstoffe, zumeist in Milchsaftschläuchen und Gerbstoffidioblasten.

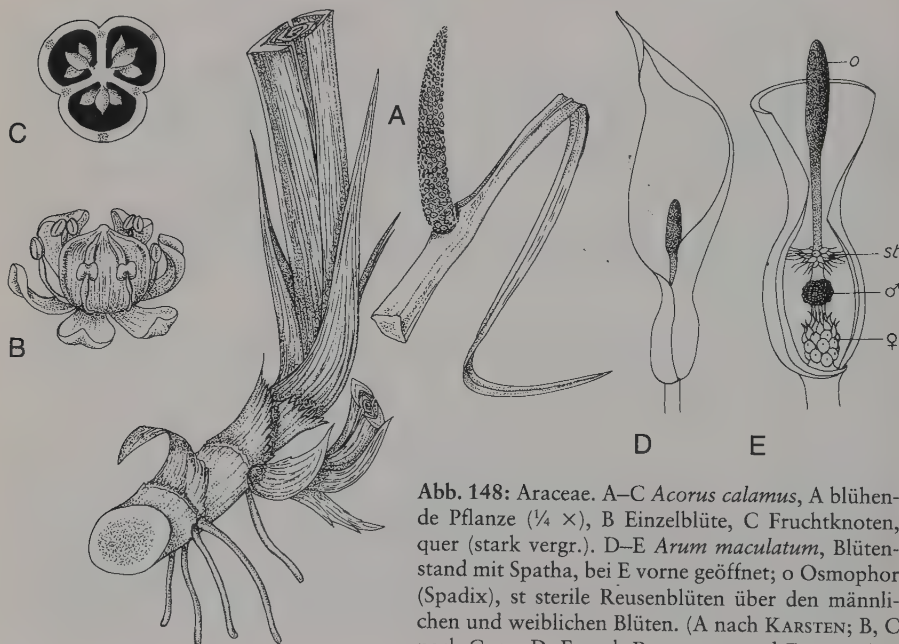


Abb. 148: Araceae. A–C *Acorus calamus*, A blühende Pflanze (¼ ×), B Einzelblüte, C Fruchtknoten, quer (stark vergr.). D–E *Arum maculatum*, Blütenstand mit Spatha, bei E vorne geöffnet; o Osmophor (Spadix), st sterile Reusenblüten über den männlichen und weiblichen Blüten. (A nach KARSTEN; B, C nach GRAF; D, E nach ROHWEDER und ENDRESS.)

Araceae, Aronstabgewächse, Hauptfamilie der Arales (1800). Ein wichtiges phytochemisches Merkmal der Familie ist das Vorkommen von Scharfstoffen unbekannter Natur, oft mit heftiger örtlicher Reizwirkung, evtl. erst nach Erzeugung feinster Wunden durch Raphiden auftretend. Ferner kommen verbreitet labile cyanogene Glykoside (überwiegend vom Triglochinintyp) vor.

Ätherische Öle treten nur bei einigen Arten auf, z. B. *Acorus calamus,* sind aber systematisch interessant wegen der Lokalisation in Exkretzellen (wie bei Magnoliales, Piperales, Zingiberales). Das als Aromaticum amarum, insbesondere als Stomachicum

A: meist 3 + 3.

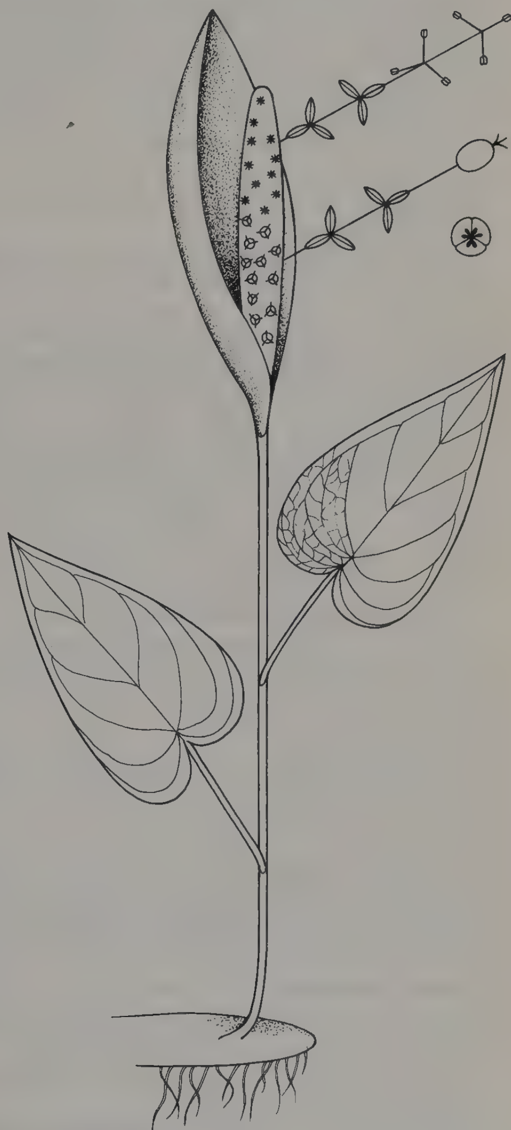
G: meist 3, synkarp, oberständig. Ovar 3-(-1)fächrig. Endospermbildung zellulär. Früchte meist Beeren.

P: unauffällig, meist 3 + 3.

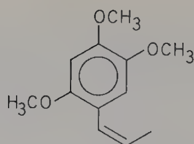
Blü: klein, monözisch (selten diözisch), in Vielzahl an unverzweigten, verdickten Kolben; diese von einem Hochblatt («Spatha») umgeben.

Bl: groß, ungefältet (nicht plicat) und ± ungeteilt, ganzrandig, wie bei den Magnoliatae oft mit Blattstiel und Netznervatur.

Pfl: vorwiegend krautige (Rhizom-)Pflanzen, denen Tracheen (außer in Wurzeln) völlig fehlen.



Bauplan der Arales



Asaron

verwendete Kalmusrhizom weist sowohl im Gehalt als auch in der Zusammensetzung des ätherischen Öls erhebliche Unterschiede auf. Während das Öl diploider Pflanzen (var. *americanus*) kein β-Asaron (cis-Isoasaron) enthält, ist dieser cancerogene Phenylpropankörper in den Ölen tri- und tetraploider Formen eine auffällige, z. T. dominierende Komponente. Daneben kommen im Öl charakteristische Sesquiterpenketone und in der Droge Gerb- und Bitterstoffe vor.

Einheimische Arten:

Arum maculatum, Aronstab (Abb. 148 D, E), in Laubwäldern. Gleitfallen-Blütenstand. Einzelblüten stark reduziert.

Calla palustris, Schlangenwurz, auf nassen Torfschlammböden, mit weißer Spatha.

Acorus calamus, Kalmus (Abb. 148 A), in Röhricht- und Großseggengesellschaften. Spatha grün, scheinbar den Stengel fortsetzend. In Mitteleuropa nur die triploide, sich vegetativ vermehrende Form (diploid: Nordamerika, Osteuropa-Asien; tetraploid: Ostasien).

Zierpflanzen: *Anthurium*-Arten: Mittel- und Südamerika. Spatha meist intensiv rot. *Dieffenbachia*-Arten: Mittel- und Südamerika. *Monstera, Scindapsus, Philodendron:* kletternd, mit Haft- bzw. Nährwurzeln.

Lemnaceae, Wasserlinsengewächse (25). Kleine, schwimmende Pflänzchen, deren Bau infolge der Anpassung an den besonderen Lebensraum extrem vereinfacht ist.

Einheimisch: *Spirodela polyrhiza,* Teichlinse, mit Wurzelbüscheln.

Lemna-Arten, Wasserlinsen. Jedes Sproßglied mit 1 Wurzel.

Wolffia arrhiza, Zwerglinse, wurzellos, mit 1–1,5 mm die kleinste lebende Blütenpflanze.

Arznei- und Nutzpflanzen der Arales

Araceae. *Acorus calamus* L. (Rhizoma Calami), *Colocasia esculenta* (L.) Schott *var. antiquorum* (Schott) Hubb. et Rehd. (Taro) und *Xanthosoma sagittifolium* (L.) Schott (Tannia) mit stärkereichen Rhizomknollen.

4. Ordnung: Typhales, mit unklarer systematischer Stellung

Pflanzen mit stärkereichen Rhizomen, windblütig; Blüten unscheinbar, in Vielzahl an Kolben.

Sparganiaceae, Igelkolben-Gewächse (20); nur die Gattung *Sparganium,* Igelkolben, mit igelartig-kugeligem Kolben.

Typhaceae, Rohrkolbengewächse (15); nur Gattung *Typha,* Rohrkolben; Kolben länglich.

Literatur Arecidae

Keller, K. und E. Stahl: Kalmus: Inhaltsstoffe und β-Asarongehalt bei verschiedenen Herkünften. Dtsch. Apoth. Ztg. 122: 2463–2466, 1982.

Keller, K. und E. Stahl: Zusammensetzung des ätherischen Öls von β-asaronfreiem Kalmus. Planta med. 47: 71–74, 1983.

Lee, D. W. and D. E. Fairbrothers: Taxonomic placement of the Typhales within the monocotyledons; preliminary serological investigation. Taxon 21: 39–44, 1972.

Moore, H. E. and N. W. Uhl: Palms and the origin and evolution of monocotyledons. Quart. Rev. Biol. 48: 414–436, 1973.
Nahrstedt, A.: Triglochinin in Araceen. Phytochemistry 14: 2627–2628, 1975.
Stahl, E. und K. Keller: Zur Klassifizierung handelsüblicher Kalmusdrogen. Planta med. 43: 128–140, 1981.
Stone, B. C.: A reconsideration of the evolutionary status of the family Pandanaceae and its significance in monocotyledon phylogeny. Quart. Rev. Biol. 47: 34–45, 1972.
Tomlinson, P. B.: Systematics and ecology of the Palmae. Ann. Rev. Ecol. Syst. 10: 85–107, 1979.
Williams, C. A., J. B. Harborne and H. T. Clifford: Negatively charged flavones and tricin as chemosystematic markers in the Palmae. Phytochemistry 12: 2417–2430, 1973.
Williams, C. D., J. B. Harborne and S. J. Mayo: Anthocyanin pigments and leaf flavonoids in the family Araceae. Phytochemistry 20: 217–234, 1981.
Zeunie, T. M. and J. W. McClure: The flavonoid chemistry of *Pistia stratiotes* L. and the origin of the Lemnaceae. Aquat. Bot. 3: 49–54, 1977.

Liste giftiger Pflanzen

Viele Inhaltsstoffe von Pflanzen zeigen – wie in diesem Buch vielfach erwähnt – deutliche Wirkungen auf Lebensprozesse von Mensch und Tier. In geeigneter Dosierung können sie als Arzneimittel genutzt werden, bei unkontrollierter Anwendung aber auch schädliche Folgen haben, mit anderen Worten Gifte sein. So sind wichtige Heilpflanzen oft auch zugleich Giftpflanzen, wofür als Beispiel der Fingerhut genannt sei. Aber auch manch andere, bei uns wachsende, im Garten angepflanzte oder als Zimmerschmuck geschätzte Pflanze enthält – oftmals in ihrer Struktur noch unbekannte – Stoffe, die zu Vergiftungen führen können, wenn sie in den Organismus des Menschen gelangen. Besonders gefährdet sind Kinder, die naturgemäß eher geneigt sind, aus Neugierde und Unkenntnis Früchte, Samen oder auch andere Pflanzenteile zu «probieren», die bei ihnen ja schon in geringeren Dosen zu Schädigungen führen können.

In den folgenden Listen sind die wichtigsten «Gift»-pflanzen in verschiedenen Gruppen zusammengestellt, wobei wir uns im wesentlichen auf eine Veröffentlichung im Bundesanzeiger (Nr. 67, 1975) sowie auf die Bücher von Wigander, M.: Farliga Växter (Almqvist & Wiksell, Stockholm 1969) und Frohne, D. u. H. J. Pfänder: Giftpflanzen (WVG, Stuttgart 1983) gestützt haben. Der Hinweis «u. a.» bedeutet, daß nicht nur die angegebene, sondern auch andere Arten dieser Gattung Giftwirkungen zeigen können.

Auf eine Abstufung der Gefährlichkeit (und eine entsprechende Markierung durch Symbole) haben wir verzichtet, da der Übergang von einer harmlosen Ingestion mit allenfalls leichten Vergiftungssymptomen zu einer eindeutigen Intoxikation fließend ist und u. a. von der Art und Menge der aufgenommenen Pflanzenteile oder von der Konstitution und dem Alter der betreffenden Person abhängt. Durch ein (!) sind lediglich solche Pflanzen gekennzeichnet, die sehr stark wirkende Inhaltsstoffe enthalten, so daß schon bei der Aufnahme geringer Mengen an Pflanzenmaterial mit ernsthaften Vergiftungen zu rechnen ist.

Pfl.: ganze Pflanze.

1. Bäume, Sträucher

	Aesculus hippocastanum, Roßkastanie	Hippocastanaceae	Pfl., insbes. Samen («Kastanien»)
	Berberis vulgaris u. a., Berberitze	Berberidaceae	Pfl. außer Beeren
	Buxus sempervirens, Buchsbaum	Buxaceae	Pfl., insb. Blätter
	Caragana arborescens, Erbsenstrauch	Fabaceae	Pfl.
	Clematis vitalba u. a., Waldrebe	Ranunculaceae	Pfl.
	Colutea arborescens, Blasenstrauch	Fabaceae	Samen, Blätter
	Cytisus scoparius, Besenginster	Fabaceae	Pfl.
(!)	*Daphne mezereum* u. a., Seidelbast	Thymelaeaceae	Pfl., insb. Rinde u. Samen der Beeren
	Euonymus europaea, Pfaffenhütchen	Celastraceae	Pfl., insb. Früchte
	Frangula alnus, Faulbaum	Rhamnaceae	Rinde, Früchte
	Genista germanica u. a., Ginster	Fabaceae	Pfl.
	Hedera helix, Efeu	Araliaceae	Pfl., insb. Beeren
	Ilex aquifolium, Stechpalme	Aquifoliaceae	Blätter, Beeren
(!)	*Juniperus sabina*, Sadebaum	Cupressaceae	Pfl., insb. Zweigspitzen
(!)	*Juniperus virginiana*, virg. Zeder	Cupressaceae	Pfl.
	Kalmia latifolia u. a., Berglorbeer	Ericaceae	Blätter, Blüten
(!)	*Laburnum anagyroides* u. a., Goldregen	Fabaceae	Pfl., auch Samen
	Ledum palustre, Sumpfporst	Ericaceae	Pfl., insb. Blätter u. Blüten
	Ligustrum vulgare u. a., Liguster	Oleaceae	Rinde, Blätter, Beeren
	Lonicera xylosteum u. a., Heckenkirsche	Caprifoliaceae	Blüten, Beeren
	Lycium barbarum, Bocksdorn	Solanaceae	Pfl., insb. Beeren
	Mahonia aquifolium, Mahonie	Berberidaceae	Pfl., außer Beeren
	Nerium oleander, Oleander	Apocynaceae	Pfl.
(!)	*Prunus dulcis* var. *amara*, bittere Mandel	Rosaceae	Samen (bittere Mandeln)
	Prunus laurocerasus, Lorbeer-Kirsche	Rosaceae	Rinde, Blätter, Knospen, Samen; nicht Fruchtfleisch
	Rhamnus catharticus, Kreuzdorn	Rhamnaceae	Rinde, Früchte
	Rhododendron ponticum u. a., Rhododendron	Ericaceae	Blätter, Blüten
	Robinia pseudacacia, Robinie, «Akazie»	Fabaceae	Rinde, Samen, Früchte
	Sambucus ebulus, Zwergholunder	Caprifoliaceae	Pfl., insb. Beeren
	Sambucus racemosa, Traubenholunder	Caprifoliaceae	Pfl., insb. Beeren
	Sophora japonica, Schnurbaum	Fabaceae	Pfl.
	Symphoricarpos albus u. a., Schneebeere	Caprifoliaceae	Beeren
(!)	*Taxus baccata* u. a., Eibe	Taxaceae	Pfl., außer rotem Samenmantel
(!)	*Thuja occidentalis* u. a., Lebensbaum	Cupressaceae	Zweigspitzen, Zapfen
(!)	*Toxicodendron quercifolium* u. a., Giftsumach	Anacardiaceae	Pfl.
	Ulex europaeus, Stechginster	Fabaceae	Zweige, Hülsen, Samen
	Viburnum opulus u. a., Schneeball	Caprifoliaceae	Rinde, Blätter, Beeren
	Wisteria sinensis, Glyzine	Fabaceae	Wurzel, Zweige, Blüten, Früchte

2. Zwergsträucher, Stauden, Kräuter

(!)	*Aconitum napellus* u. a., Eisenhut	Ranunculaceae	Pfl., insb. Knollen
	Actaea spicata u. a., Christophskraut	Ranunculaceae	Pfl.

Aethusa cynapium, Hundspetersilie	Apiaceae	Pfl.
Agrostemma githago, Kornrade	Caryophyllaceae	Pfl., insb. Samen
Andromeda polifolia u. a., Rosmarinheide	Ericaceae	Blätter, Blüten
Anemone nemorosa u. a., Buschwindröschen	Ranunculaceae	Pfl.
Arum maculatum, Aronstab	Araceae	Wurzeln, Blüten, Beeren
Asarum europaeum, Haselwurz	Aristolochiaceae	Pfl.
Asparagus officinalis, Spargel	Asparagaceae	grüne Pfl.
(!) *Atropa bella-donna*, Tollkirsche	Solanaceae	Pfl., insb. Beeren
Bryonia dioica u. a., Zaunrübe	Cucurbitaceae	Pfl., insb. Wurzeln (Rübe), Beeren
Calla palustris, Schlangenkraut	Araceae	Pfl., insb. Wurzelstock u. Beeren
Chelidonium majus, Schöllkraut	Papaveraceae	Milchsaft
(!) *Cicuta virosa*, Wasserschierling	Apiaceae	Pfl., insb. Wurzelstock
(!) *Colchicum autumnale* u. a., Herbstzeitlose	Colchicaceae	Pfl., insb. Samen
(!) *Conium maculatum*, Schierling	Apiaceae	Pfl.
Consolida regalis u. a., Rittersporn	Ranunculaceae	Pfl., insb. Früchte
Convallaria majalis, Maiglöckchen	Convallariaceae	Pfl.
(!) *Datura stramonium*, Stechapfel	Solanaceae	Pfl., auch Samen
Delphinium elatum u. a., Rittersporn	Ranunculaceae	Pfl., insb. Früchte
(!) *Digitalis purpurea* u. a., Fingerhut	Scrophulariaceae	Pfl.
Equisetum palustre, Duwock	Equisetaceae	Pfl.
Euphorbia helioscopia u. a., Wolfsmilch	Euphorbiaceae	Milchsaft
Galanthus nivalis, Schneeglöckchen	Amaryllidaceae	Zwiebel, Blätter
Gratiola officinalis, Gnadenkraut	Scrophulariaceae	Pfl.
Helleborus niger u. a., Nieswurz, Christrose	Ranunculaceae	Pfl.
Hepatica nobilis, Leberblümchen	Ranunculaceae	Pfl.
(!) *Hyoscyamus niger*, Bilsenkraut	Solanaceae	Pfl.
Ipomoea purpurea, Purpurwinde	Convolvulaceae	Früchte
Iris pseudacorus u. a., Schwertlilie	Iridaceae	Pfl.
Lactuca virosa, Giftlattich	Asteraceae	Pfl., Milchsaft
Lupinus albus u. a., Lupine	Fabaceae	Früchte
Maianthemum bifolium, Zweiblatt	Convallariaceae	Pfl.
Narcissus pseudo-narcissus u. a., Narzisse	Amaryllidaceae	Pfl., insb. Zwiebeln
Nicandra physalodes, Giftbeere	Solanaceae	Pfl.
(!) *Nicotiana tabacum* u. a., Tabak	Solanaceae	Pfl.
Ornithogalum umbellatum, Milchstern	Hyacinthaceae	Pfl.
Papaver rhoeas u. a., Mohn	Papaveraceae	Milchsaft (nicht Samen)
Paris quadrifolia, Einbeere	Trilliaceae	Pfl.
Phaseolus vulgaris u. coccineus, Garten- u. Feuerbohne	Fabaceae	rohe Hülsen, Samen
Phytolacca americana, Kermesbeere	Phytolaccaceae	Pfl., insb. Wurzel und Beeren
Polygonatum multiflorum u. a., Salomonssiegel	Convallariaceae	Pfl., auch Beeren
Pulsatilla vulgaris u. a., Küchenschelle	Ranunculaceae	Pfl.
Ranunculus acris u. a., Hahnenfuß	Ranunculaceae	Pfl.
Rheum rhabarbarum, Rhabarber	Polygonaceae	Blattspreiten
(!) *Ricinus communis*, Wunderbaum, «Palma Christi»	Euphorbiaceae	Samen
Solanum dulcamara, nigrum, tuberosum u. a., Nachtschatten, Kartoffel	Solanaceae	grüne Pfl., auch Beeren
Tamus communis, Schmerwurz	Dioscoreaceae	Pfl., auch Beeren
Tulipa gesneriana, Tulpe	Liliaceae	Pfl.
(!) *Veratrum album* u. a., Germer	Melanthiaceae	Pfl., insb. unterirdische Organe

Vicia faba, Saubohne	Fabaceae	rohe Früchte u. Samen
Vincetoxicum hirundinaria, Schwalbenwurz	Asclepiadaceae	Pfl.

3. Zimmerpflanzen

Clivia miniata, Clivie	Amaryllidaceae	Wurzel, Zwiebel, Blätter
Codiaeum variegatum, Krotonpflanze	Euphorbiaceae	Milchsaft
Crinum amabile u. a., Hakenlilie	Amaryllidaceae	Zwiebel
Cyclamen persicum u. a., Alpenveilchen	Primulaceae	Knollen
Dieffenbachia maculata u. a., Herzpflanze	Araceae	Pfl.
Euphorbia pulcherrima u. a., Euphorbie, Weihnachtsstern	Euphorbiaceae	Milchsaft
Haemanthus albiflos u. a., Elefantenohr	Amaryllidaceae	Pfl., insb. Zwiebel
Hippeastrum vittatum u. a., «Amaryllis», Ritterstern	Amaryllidaceae	Pfl.
Hoya carnosa, Porzellanblume	Asclepiadaceae	Pfl.
Monstera deliciosa, Monstera, «Philodendron»	Araceae	Pfl.
Primula obconica u. a., Primel	Primulaceae	Pfl.
Sansevieria trifasciata, Bogenhanf	Dracaenaceae	Pfl.
Solanum capsicastrum u. *pseudocapsicum,* Korallenstrauch, «Korallenbäumchen»	Solanaceae	Pfl., insb. Beeren
Sprekelia formosissima, «Amaryllis», Jakobslilie	Amaryllidaceae	Zwiebel
Tulipa spec., Tulpe	Liliaceae	Pfl.
Zantedeschia aethiopica u. a., «Calla»	Araceae	Pfl.

Deutsches Gattungsregister

Alpenveilchen	*Cyclamen*
Amaryllis	*Hippeastrum, Sprekelia*
Aronstab	*Arum*
Berglorbeer	*Kalmia*
Besenginster	*Cytisus*
Bilsenkraut	*Hyoscyamus*
Bittersüß	*Solanum*
Blasenstrauch	*Colutea*
Bocksdorn	*Lycium*
Bogenhanf	*Sansevieria*
Bohne	*Phaseolus, Vicia*
Buchsbaum	*Buxus*
Buschwindröschen	*Anemone*
Calla	*Calla, Zantedeschia*
Christophskraut	*Actaea*
Christrose	*Helleborus*
Croton	*Codiaeum*
Duwock	*Equisetum*
Efeu	*Hedera*
Eibe	*Taxus*
Einbeere	*Paris*
Eisenhut	*Aconitum*
Elefantenohr	*Haemanthus*
Erbsenstrauch	*Caragana*
Faulbaum	*Frangula*
Fingerhut	*Digitalis*
Germer	*Veratrum*
Giftbeere	*Nicandra*
Giftlattich	*Lactuca*
Giftsumach	*Toxicodendron*
Ginster	*Genista, Ulex, Cytisus*
Glyzine	*Wisteria*
Gnadenkraut	*Gratiola*
Goldregen	*Laburnum*
Hahnenfuß	*Ranunculus*
Hakenlilie	*Crinum*
Haselwurz	*Asarum*
Heckenkirsche	*Lonicera*
Herbstzeitlose	*Colchicum*
Herzpflanze	*Dieffenbachia*
Holunder	*Sambucus*

Hundspetersilie	*Aethusa*
Jakobslilie	*Sprekelia*
Kartoffel	*Solanum*
Kastanie	*Aesculus*
Kermesbeere	*Phytolacca*
Korallenbaum	*Solanum*
Kornrade	*Agrostemma*
Kreuzdorn	*Rhamnus*
Kroton	*Codiaeum*
Küchenschelle	*Pulsatilla*
Lebensbaum	*Thuja*
Leberblümchen	*Hepatica*
Liguster	*Ligustrum*
Lorbeer-Kirsche	*Prunus*
Lupine	*Lupinus*
Maiglöckchen	*Convallaria*
Mandelbaum	*Prunus*
Milchstern	*Ornithogalum*
Mohn	*Papaver*
Nachtschatten	*Solanum*
Narzisse	*Narcissus*
Nieswurz	*Helleborus*
Oleander	*Nerium*
Palma Christi	*Ricinus*
Petersilie, Hunds-	*Aethusa*
Pfaffenhütchen	*Euonymus*
Philodendron	*Monstera*
Porzellanblume	*Hoya*
Purpurwinde	*Ipomoea*
Rhabarber	*Rheum*
Rittersporn	*Delphinium, Consolida*
Ritterstern	*Hippeastrum*
Rosmarinheide	*Andromeda*
Roßkastanie	*Aesculus*
Sadebaum	*Juniperus*
Salomonssiegel	*Polygonatum*
Saubohne	*Vicia*
Schierling	*Cicuta, Conium*
Schlangenkraut	*Calla*
Schlüsselblume	*Primula*
Schmerwurz	*Tamus*
Schneeball	*Viburnum*
Schneebeere	*Symphoricarpos*
Schneeglöckchen	*Galanthus*
Schöllkraut	*Chelidonium*
Schwalbenwurz	*Vincetoxicum*
Schwertlilie	*Iris*
Seidelbast	*Daphne*
Spargel	*Asparagus*
Stechapfel	*Datura*
Stechginster	*Ulex*
Stechpalme	*Ilex*
Sumpfporst	*Ledum*
Tabak	*Nicotiana*
Tollkirsche	*Atropa*
Traubenholunder	*Sambucus*
Tulpe	*Tulipa*
Waldrebe	*Clematis*
Wasserschierling	*Cicuta*
Weihnachtsstern	*Euphorbia*
Winde	*Ipomoea*
Wolfsmilch	*Euphorbia*
Wunderbaum	*Ricinus*
Zaunrübe	*Bryonia*
Zeder, virgin.	*Juniperus*
Zweiblatt	*Maianthemum*

Chemisches Glossar

Die folgende Zusammenstellung gibt eine Übersicht über die wichtigsten, von Pflanzen gebildeten Verbindungen (vorwiegend des Sekundärstoffwechsels) in alphabetischer Reihenfolge. Die Hinweise auf das Vorkommen in bestimmten systematischen Bereichen bedeuten, daß dort die betreffenden Stoffe ein auffälliges Merkmal sind. Sie werden also entweder von der Mehrzahl der Gattungen gebildet (und akkumuliert) oder aber mindestens von einigen Arten in größerer Menge.

Lit.: Bell, E. A. and B. V. Charlwood (eds.): Secondary plant products, Encyclopedia of plant physiology, New Series, Vol. 8, Springer, Berlin, Heidelberg, New York, 1980.

Gershenzon, J. and T. J. Mabry: Secondary metabolites and the higher classification of angiosperms. Nord. J. Bot. 3: 5–34, 1983.

Ätherische Öle (Aetherolea). Meist flüssige Stoffgemische lipophiler, flüchtiger Substanzen, die häufig in besonderen Behältern – Ölzellen, Exkretbehältern, Subkutikularräumen von Drüsenhaaren – abgelagert werden.
Bei niederen Organismen (bis incl. Pteridophyta) seltener anzutreffen, sonst im Pflanzenreich weit verbreitet. Auffällige Akkumulation bei: Cupressaceae – Pinaceae – Magnolianae – Myrtaceae – Rutales – Araliales – Lamiaceae – Asteraceae – Zingiberaceae (siehe auch: → Terpene, → Phenylpropankörper, → Azulene).
Lit.: Czygan, F.-C.: Ätherische Öle und Duft – kulturhistorisch betrachtet. Pharmazie i.u.Z. 10: 109–121, 1981.
Hegnauer, R.: Die systematische Bedeutung der ätherischen Öle (Chemotaxonomie der ätherischen Öle). dragoco report, 24: 204–230, 1978.
Kubeczka, K.-H. (Hrsg.): Vorkommen und Analytik ätherischer Öle, Thieme-Verl. Stuttgart, New York, 1979.
Kubeczka, K.-H. (Hrsg.): Ätherische Öle, Analytik, Physiologie, Zusammensetzung, Thieme-Verl. Stuttgart, New York, 1982.

Aflatoxine. Von *Aspergillus flavus* gebildete Mycotoxine, Gruppe einander ähnlicher Cumarinderivate mit stark (hepato-)carcinogenen Wirkungen. Vgl. Eurotiales.
Lit.: Roberts, J. C.: Aflatoxins and sterigmatocystins. Fortschr. Chem. Org. Naturst. 31: 119–152, 1974.

Alkaloide. Basisch reagierende Substanzen mit heterozyklisch gebundenem Stickstoff und häufig starken physiologischen Wirkungen (Alkaloide sensu stricto).
Zu den Alkaloiden im weiteren Sinne werden oftmals auch N-haltige Verbindungen gezählt, die nicht basisch reagieren (z. B. Ricinin, Säureamide wie das Colchicin oder Purinkörper wie das Theobromin) oder die den Stickstoff nicht heterozyklisch gebunden enthalten: Biogene Amine, einfache Derivate von Aminosäuren wie z. B. das Ephedrin und andere «Protoalkaloide».
Bei biogenetischer Betrachtungsweise können ferner N-haltige Verbindungen, bei deren Aufbau Aminosäuren als Precursoren offenbar nicht in Frage kommen, die stattdessen deutliche Beziehungen zu anderen Biogenesewegen zeigen, den Stickstoff also mehr «zufällig» im Molekül enthalten, als gesonderte Gruppe der «Pseudoalkaloide» abgetrennt werden (z. T. Terpen- oder Steroidalkaloide).
Auffällige Akkumulation bei einer Reihe von größeren Verwandtschaftskreisen (z. B. Papaverales, Gentianales, Amaryllidaceae), aber auch sonst weite Verbreitung im Pflanzenreich (insbesondere bei den Magnoliatae).
Lit.: The Alkaloids. Periodical (annual) Reports. The Chem. Soc. London.
Gomes, C. M. R. and O. R. Gottlieb: Alkaloid evolution and angiosperm systematics. Biochem. Syst. Ecol. 8: 81–87, 1980.
Schütte, H.-R.: Special topics of alkaloid biosynthesis, in: Progr. Botany 42: 96–110, 1980.

Die wichtigsten Alkaloid-Typen:
Acridon-Alkaloide: Derivate des Acridins, charakteristisch für Rutaceae.
Chinazolin-Alkaloide: Hydrangeaceae (*Dichroa, Hydrangea*), auch sonst vereinzelt.
Chinolin-Alkaloide: biogenetisch uneinheitliche Gruppe mit dem Grundgerüst des Chinolins, insbes. bei Lycopodiaceae, Rutaceae, Rubiaceae.
Chinolizidin-Alkaloide: Grundgerüst Norlupinan; bei Nymphaeaceae (hier terpenoider Herkunft!), Fabaceae, Lythraceae.
Lit.: Schwarting, A. E.: The quinolizidine alkaloids. In: Nobel-Symp. 25: 205–210, 1973.
Colchicin-Gruppe: Colchicaceae.

Indol-Alkaloide: Größte Alkaloidgruppe mit deutlichem Verbreitungszentrum bei den Gentianales (vor allem Loganiaceae, Rubiaceae, Apocynaceae).

Zu den Indolalkaloiden können auch gerechnet werden: Ergolin-Alkaloide (Mycophyta, Convolvulaceae), Alkaloide vom β-Carbolintyp (Harmantyp) (Zygophyllaceae, Passifloraceae) und die Alkaloide vom Physostigmintyp (Fabaceae: Tribus Phaseoleae).

Lit.: Bolzani, V., M. F. Da Silva, A. I. Da Rocha and O. R. Gottlieb: Indole alkaloids as systematic markers of the Apocynaceae. Biochem. Syst. Ecol. 12: 159–166, 1984.

Phillipson, J. D. and M. H. Zenk (eds.): Indole and biogenetically related alkaloids. Academ. Press, London, New York, Toronto, 1980.

Schütte, H. R.: The monoterpene – indole alkaloids. Progr. Bot. 39: 83–100, 1977.

Imidazol-Alkaloide: Rutaceae (*Pilocarpus*).

Isochinolin-Alkaloide: Umfangreiche, verbreitet vorkommende Gruppe von Alkaloiden verschiedenster Struktur mit einem Verbreitungszentrum bei den Magnoliidae (hier insbesondere Benzyl-Isochinolinverbindungen). Siehe auch Fabaceae (*Erythrina*), Cactaceae, Rubiaceae (*Cephaëlis*), Rutaceae.

Lit.: Shamma, M.: The isoquinoline alkaloids. 594 S., Academic Press/Verlag Chemie, London and New York, Weinheim, 1972.

Staunton, J.: Biosynthesis of isoquinoline alkaloids. Planta med. 36: 1–20, 1979.

Wiegrebe, W., W. J. Kramer and M. Shamma: The emetin alkaloids. J. Nat. Prod. 47: 397–408, 1984.

Phenanthridin-Alkaloide: bisher nur bei Amaryllidaceae gefunden.

Piperidin-Alkaloide: Piperaceae, Crassulaceae (*Sedum*), Punicaceae, Apiaceae (*Conium*), Lobeliaceae, Solanaceae (*Withania*).

Pyridin-Alkaloide: Solanaceae (*Nicotiana*), Arecaceae (*Areca*).

Pyrrolizidin-Alkaloide: Fabaceae (*Crotalaria*), Boraginaceae, Asteraceae (Senecioneae).

Lit.: Danninger, Th., U. Hagemann, V. Schmidt und P. S. Schönhöfer: Zur Toxizität pyrrolizidinalkaloid-haltiger Arzneipflanzen. Pharm. Ztg. 128: 289–303, 1983.

Robins, D. J.: The pyrrolizidinalkaloids. Progr. Chem. Org. Nat. Prod. 41: 115–204, 1982.

Röder, E.: Wie verbreitet und wie gefährlich sind Pyrrolizidinalkaloide? Pharmazie i. u. Zeit 13: 33–38, 1984.

Steroid-Alkaloide:

a) C 27-Verbindungen, überwiegend als Glykoside: *Solanum,* Lilianae.

b) mit verkürzter Seitenkette: Apocynaceae (z. B. *Holarrhena*), Buxaceae (Pregnanderivate).

Terpen-Alkaloide:

C 10: z. B. *Valeriana*-Alkaloide

C 15: z. B. Nymphaeaceae s. str. (*Nuphar, Nymphaea*)

C 20: z. B. Ranunculaceae (*Aconitum, Delphinium*)

Lit.: Pelletier, S.W. and N. V. Mody: Developments in the chemistry of diterpenoid alkaloids. J. Nat. Prod. 43: 41–71, 1980.

Einbau von Terpenoidbausteinen ist auch für eine Reihe anderer Alkaloide nachgewiesen, so daß die Abgrenzung fließend geworden ist.

Tropan-Alkaloide: Erythroxylaceae, Convolvulaceae, Solanaceae.

Lit.: LEETE, E.: Biosynthesis and metabolism of the tropane alkaloids. Planta med. 36: 97–112, 1979.

Allantoin: Glyoxylsäurediureid, charakteristische N-Speicherform bei Sapindales, Geraniaceae, Platanaceae, Boraginaceae (z. B. *Symphytum*).

Amine, biogene: Durch Decarboxylierung von Aminosäuren gebildete Stoffe, z. T. mit ausgeprägten physiologischen Wirkungen (Serotonin, Histamin), vgl. auch Protoalkaloide, → Alkaloide.

Lit.: SCHÜTTE, H.-R.: Simple amines, pyrrolizidine and quinolizidine, in: Progr. Botany 44: 165–181, 1982.

Aminosäuren, nicht proteinogene («seltene»): z. B. Acetylornithin bei Fumariaceae, Citrullin bei Betulaceae und Juglandaceae; vgl. auch Eubacteriae (Murein), ferner Fabales.

Lit.: UNTERHALT, B.: Toxische Aminosäuren und Proteine in Pflanzen, Dtsch. Apoth. Ztg. 120: 1093–1096, 1980.
BELL, E. A.: The non-protein amino acids occurring in plants. Progr. Phytochem. 7: 171–186, 1981.

Anorganische Bestandteile: In dieser Aufzählung nur erwähnt, soweit es sich um besonders auffällige Akkumulation handelt.

J: Phaeophyceae, einige Rhodophyta
F: Theaceae
Mn: Caryophyllaceae
Al: Lycopodiaceae, Monimiaceae, Melastomataceae, Rapataceae; für viele weitere Familien angegeben.
Si: Akkumulation als SiO_2 nicht selten, z. B. Equisetatae, Zingiberales, Cyperales, Poales, Arecales.
NO_3: Chenopodiaceae, Amaranthaceae.
$CaCO_3$: Acanthaceae, Boraginaceae, Campanulaceae, Urticales.

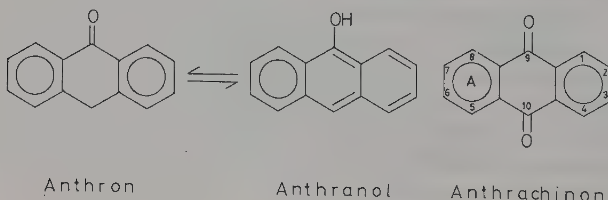
Anthocyane: Im Zellsaft von Angiospermen gelöste, glykosidische Farbstoffe (Farbvertiefung durch sog. Copigmente; infolge Bildung von Komplexen und pH-abhängig rot oder blau); vielfach Blütenpigmente. Die Aglyka (Anthocyanidine) sind Flavanderivate (u. zw. Hydroxyflavyliumsalze). Vgl. auch → Flavonoide.

Anthrachinone: → Anthrazenderivate

Anthraglykoside: → Anthrazenderivate

Anthrazenderivate: Derivate des trizyklischen Kohlenwasserstoffs Anthrazen, in verschiedenen Oxidationsstufen (Anthron-Anthranol-Anthrachinon) und meist in glykosidischer Bindung vorkommend (= Anthraglykoside); z. T. Dimere (Dianthrone) oder noch weiter kondensiert (Naphthodianthrone). Verbindungen mit charakteristischem Substitutionsmuster und unterschiedlichem Biogeneseweg:

a) 1,8-Dihydroxyverbindungen mit Substituenten an C 3 und C6 (Chrysophanoltyp; Emodine); laxierend wirkende Substanzen z. B. bei Polygonales, Caesalpiniaceae, Rhamnales und Asphodelaceae, mit photosensibilisierender Wirkung bei Polygonales oder Hypericaceae; aus Acetateinheiten aufgebaut: Acetogene.



b) Mit in der Regel unsubstituiertem Ring A und Substituenten an C 1, 2 und 3 (Rubiadintyp), bei Rubiaceae (z. B. Alizarin) und Tubiflorae vorkommend. Zur Biogenese siehe 238.

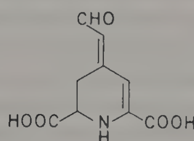
Anthrazenderivate bei Mycophyta als Farbstoffe (vgl. → Ergochrome) und – in letzter Zeit in zunehmendem Maße – auch in anderen systematischen Bereichen gefunden.

Antibiotika: «In geringer Konzentration Wachstumsvorgänge hemmende, biogene Substanzen ohne Enzymcharakter» (ZÄHNER). Unter Antibiotika im engeren Sinne werden meist nur die von Eubacteriae und Mycophyta gebildeten, auch arzneilich genutzten Stoffe verstanden. Antibiotika von höheren Pflanzen: vgl. → Glukosinolate, → Senföle, → Polyine. Siehe auch Lichenes!

Azulene: Blaugefärbte, bizyklische Sesquiterpene mit 5 konjugierten Doppelbindungen (Polyenfarbstoffe), die aus farblosen Vorstufen (Proazulenen) bei höheren Temperaturen entstehen (z. B. bei der Wasserdampfdestillation). Proazulene sind Bestandteile ätherischer Öle bei Asteraceen; auch im Holz von Zygophyllaceen; vgl. auch Mycophyta.

Balsame: Gemische ätherischer Öle mit Harzanteilen wie z. B. die «Terpentine» der Pinaceae.

Betain = Trimethylglycin: Akkumulation bei Caryophyllales.



Betalaminsäure

Betalaine: Rot-violette (= Betacyane) oder gelbe (= Betaxanthine), N-haltige, glykosidische Farbstoffe, die an Stelle der sonst üblichen Anthocyane offenbar nur bei den Caryophyllales (mit Ausnahme der Molluginaceae und der Caryophyllaceae) verbreitet vorkommen. Formal Immonium-Derivate der Betalaminsäure (vgl. Formel) und biogenetisch von aromatischen Aminosäuren abstammend (DOPA als Vorstufe des Dihydropyridinsystems der Betalaminsäure als auch – bei Betacyanen – der Dihydroindoleinheit). Historischer Prototyp: Der aus der roten Rübe isolierte Farbstoff Betanin (Name!). Weitere Angaben → Caryophyllales.

Lit.: REZNIK, H.: Betalains, in: CZYGAN, F.-C. (ed.) Pigments in plants. Fischer-Verl., Stuttgart, New York, 370–392, 1980.

MABRY, T. J.: Betalains, in: BELL, E. A. and B. V. CHARLWOOD (eds.): Secondary plant products. Springer-Verl., 1980.

Bitterstoffe: Die Geschmacksempfindung «bitter» hervorrufende Substanzen mit Wirkungen auf die Sekretion des Verdauungstrakts, aber ohne auffällige anderweitige pharmakologische Wirkungen. Verbindungen unterschiedlicher chemischer Struktur, oftmals mit Lactongruppierungen im Molekül und biogenetischen Beziehungen zu Terpenen («terpenoide Bitterstoffe»).

Bitterstoffe finden sich gehäuft bei: Menispermaceae, Simaroubaceae, Rutaceae, Meliaceae, Cucurbitales, Gentianales, Lamiaceae, Asterales.

Bufadienolide: → Digitaloide

Cardenolide: → Digitaloide

Carotine: Sauerstoffreie, rot-gelb gefärbte, lipophile Tetraterpenverbindungen, die z. B. als akzessorische Pigmente des Chlorophylls und als Frucht- oder Blütenpigmente weitverbreitet vorkommen. Als Provitamine A von arzneilicher Bedeutung.

Lit.: Schütte, H.-R.: Aspects of carotenoid biosynthesis, in: Progr. Botany 45: 120–135, 1983.

Carotinoide: → Carotine; → Xanthophylle

Catechine: Hydroxyflavan-3-ole, Muttersubstanzen der

Catechingerbstoffe: → Gerbstoffe.

Chinone: Formalchemisch durch Oxidation 2-wertiger Phenole (mit ortho- oder paraständigen Hydroxylgruppen) entstehende diketonartige, gelb-orange-rote Verbindungen; im Pflanzenreich teils über den Shikimisäureweg, teils durch Acetatkondensation gebildet und nicht selten vorkommend. Vgl. auch → Anthrazenderivate, → Naphthochinone. Benzochinone sind vielfach Pilzfarbstoffe, kommen aber auch als hautirritierende Stoffe bei manchen → Primulaceen vor.

Lit.: Leistner, E.: Quinonoid pigments, in: Czygan, F.-C. (ed.) Pigments in plants. Fischer-Verl., Stuttgart, New York, 352–369, 1980.

Thomson, R. H.: Naturally occurring quinones. Acad. Press, London and New York, 1971.

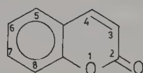
Chlorophylle: In allen grünen Pflanzen vorkommende, Mg-haltige Pyrrolfarbstoffe mit einem Porphyringrundgerüst und einem esterartig gebundenen Diterpenalkohol (Phytol). Bei Mycophyta und anderen heterotrophen Organismen fehlend.

Lit.: Schneider, H. A. W.: Chlorophylle: Aspekte der Biosynthese und ihrer Regulation. Ber. Dt. Bot. Ges. 88: 83–123, 1975.

Cucurbitacine: Tetrazyklische, triterpenoide Verbindungen, meist in glykosidischer Bindung vorliegend, bitter schmeckend, mit laxierenden und cytostatischen Eigenschaften. Vor allem bei Cucurbitales, vereinzelt aber auch bei Brassicaceae und Scrophulariaceae gefunden.

Cumarine: Verbindungen, die sich vom Lacton der cis-o-Hydroxyzimtsäure (Cumarin) ableiten; ihrer chemischen Struktur nach α-Chromonderivate. Verbreitet, meist in glykosidischer Bindung vorkommend, vgl. Fabaceae, Rubiaceae, Poaceae. Siehe auch → Furanocumarine, → Pyranocumarine.

Lit.: Murray, R. D. H.: Naturally occurring plant coumarins. Progr. Chem. Org. Nat. Prod. 35: 199–430, 1978.



Cumarin

Curcumine: Diphenylpropanderivate des Methans; gelbe Farbstoffe, vgl. Zingiberaceae (*Curcuma*).

Cutin: Hochpolymeres Gemisch gesättigter (mit einem geringen Anteil ungesättigter), miteinander veresterter Fett- und Hydroxyfettsäuren (z. T. auch durch Peroxidbrükken verbunden). Vgl. auch Suberin.

Cyanogene Verbindungen: Mit Zuckern glykosidisch verknüpfte Cyanhydrinverbindungen, die nach enzymatischer Spaltung Blausäure liefern und biogenetisch von Aminosäuren abstammen: Phenylalanin: → Prunasingruppe (u. a. mit Prunasin, Sambunigrin und Amygdalin); Tyrosin: → Taxiphyllingruppe (u. a. mit Taxiphyllin, Dhurrin und Triglochinin als besonderer Variante); Valin und Isoleucin: → Linama-

ringruppe mit Linamarin und Lotaustralin; ferner Gynocardin- und Cyanolipidgruppe mit noch unklarer biogenetischer Herkunft. Stoffe mit weiter erratischer Verbreitung; bei Liliatae und der Mehrzahl der Magnoliidae nur Verbindungen der Taxiphyllingruppe vorkommend. Bekannte Vertreter z. B. bei Rosaceae, Fabaceae, Linaceae, Euphorbiaceae, Asterales.

Lit.: Hegnauer, R.: Die cyanogenen Verbindungen der Liliatae und Magnoliatae-Magnoliidae: Zur systematischen Bedeutung des Merkmals der Cyanogenese. Biochem. System. 1: 191–197, 1973.

Miller, J. M. and E. E. Conn: Metabolism of hydrogen cyanide by higher plants. Plant Physiol. 65: 1199–1202, 1980.

Saupe, S. G.: Cyanogenic compounds and angiosperm phylogeny, in: Young, D. A. and D. S. Seigler (eds.), Phytochemistry and angiosperm phylogeny, Praeger, New York, 1981.

Seigler, D. S.: The naturally occurring cyanogenic glycosides. Progr. Phytochem. 4: 83–120, 1977.

Cyclitole (Cyclite): Cyclohexanderivate mit mehreren Hydroxylgruppen, in Pflanzen verbreitet vorkommend, z. B. meso-Inositol (als Hexaphosphorsäureester = Phytinsäure). Die Verbreitung anderer Cyclitole ist von systematischer Bedeutung: z. B. Quebrachitol bei Sapindales; Pinitol und Sequoyitol bei den Coniferophytina; Quercitol bei *Quercus*.

Dianthrone: → Anthrazenderivate

Digitaloide: Bei Herzinsuffizienz wirksame Steroidglykoside mit fünfgliedrigem, einfach ungesättigtem Lactonring (Butenolidring = Cardenolide s. str.) oder sechsgliedrigem, zweifach ungesättigtem Lactonring (Cumalinring = Bufadienolide) am C 17 des Cyclopentano-perhydrophenanthrengerüsts. In verschiedenen Taxa der Angiospermae vorkommend, bei Gymnospermen offenbar fehlend. Nutzung für arzneiliche Zwecke: vgl. Ranunculaceae, Apocynaceae, Scrophulariaceae, Asparagales.

Lit.: Kuhlmann, J.: Herzglykoside. Dtsch. Apoth. Ztg. 121: 2281–2290, 1981.

Disulfide: Bestandteile von → Lauchölen.

Ecdysone: → Phytecdysone

Ellaggerbstoffe: → Gerbstoffe

Ellagsäure: Dilacton der genuin in Pflanzen vorkommenden Hexahydroxy-diphensäure, das spontan bei der Aufarbeitung pflanzlichen Materials entsteht. Nur bei Magnoliatae (insbesondere Dilleniidae, Hamamelididae und Rosidae) vorkommend. → Gerbstoffe.

Lit.: Bate-Smith, E. C.: Age and distribution of galloylesters (ellagitannins), Iridoids and certain other repellents in plants. Phytochemistry 23: 945–950, 1984.

Haslam, E.: The metabolism of gallic acid and hexahydroxydiphenic acid in higher plants. Progr. Chem. Org. Nat. Prod. 41: 1–46, 1982.

Emodine: → Anthrazenderivate

Enzyme: Als «Biokatalysatoren» wirksame Proteine oder Proteide, die hier nur erwähnt werden, soweit sie als Arzneimittel von Bedeutung sind oder ihr unterschiedliches Vorkommen im Pflanzenreich von systematischem Interesse ist.

Amylasen: Mycophyta

Asparaginase: *Escherichia coli*

Cellulasen: Mycophyta

β-Glykosidasen: weitverbreitet; technische Gewinnung: Rosaceae (Emulsin)

Lipasen: Eubacteriae, Euphorbiaceae (*Ricinus*)

Proteinasen: Eubacteriae, Moraceae, Caricaceae, Bromeliaceae; verbreitet auch als Bestandteil der Drüsensekrete carnivorer Pflanzen.

Thioglukosidasen: Moraceae, Capparales

Ergochrome. Zuerst aus «Mutterkorn» (→ *Claviceps*) isolierte, aber auch bei anderen Pilzen sowie Flechten vorkommende hellgelbe Farbstoffe; Xanthonderivate, die biogenetisch durch oxidative Ringöffnung von Emodin (→ Anthrazenderivate) entstehen und toxisch sind (Mycotoxine, vgl. auch Aflatoxine).

Lit.: FRANK, B. und H. FLASCH: Die Ergochrome. Fortschr. Chem. Org. Naturst. 30: 151–206, 1973.

Fermente: → Enzyme

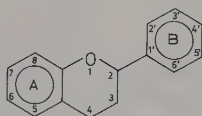
Fette: Vielfach als Reservestoffe gespeicherte Ester höherer Fettsäuren mit Glycerin (Triglyceride). Für technische oder arzneiliche Zwecke genutzte Quellen sind Samen oder (seltener) Perikarpien, vgl. Linaceae, Euphorbiaceae, Brassicaceae, Oleaceae, Arecaceae.

Fettsäuren: In der Regel unverzweigte aliphatische Monocarbonsäuren mit meist gradzahliger Anzahl von C-Atomen (C 10–C 22). Als Bestandteil der Fette und fetten Öle ubiquitär verbreitet; in einigen Fällen auch mit taxonspezifischem Vorkommen, z. B. Erucasäure bei Brassicaceen, Fettsäuren mit Cyclopentenring bei Flacourtiaceae, FS mit Cyclopropenring bei Malvales, Alkinsäuren bei Santalales oder die Petroselinsäure bei Araliales.

Lit.: POHL, P. und H. WAGNER: Fettsäuren im Pflanzen- und Tierreich (eine Übersicht). Fette, Seifen, Anstrichmittel 74: 424–435; 541–550, 1972.

Flavonoide: Derivate des Flavans (2-Phenylchroman) oder im engeren Sinne des 4-Oxoflavans (2-Phenylchromon); weitverbreitet, vielfach in glykosidischer Bindung vorkommende Verbindungen, die auf Grund unterschiedlichen Oxidationsgrades des Pyranrings in verschiedene Gruppen eingeteilt werden können: Flavone, Flavonole (3-OH-Flavone), Flavanone (2,3-Dihydroflavone), ferner auch Catechine (Flavan-3-ole), Leucoanthocyanidine (Flavan-3, 4-ole) und Anthocyanidine.

Biogenetisch gesehen gehören Chalkon- und Auron-Verbindungen ebenfalls hierher (keine Chromanderivate!).



Flavan

Lit.: CRAWFORD, D. J.: Flavonoid chemistry and angiosperm evolution. Bot. Rev. 44: 431–456, 1978.

GORNALL, R. J., B. A. BOHM and R. DAHLGREN: The distribution of flavonoids in the angiosperms. Bot. Notiser 132: 1–30, 1979.

HARBORNE, J. B., T. J. MABRY and H. MABRY: The flavonoids. 1168 S., Chapman & Hall, London, 1975.

HARBORNE, J. B. and T. J. MABRY (eds.): The flavonoids: Advances in research. Chapman & Hall, Andover, 1982.

SWAIN, T.: Flavonoids as chemotaxonomic markers in plants, in: CZYGAN, F.-C. (ed.) Pigments in plants. Fischer-Verl., Stuttgart, New York, 224–236, 1980.

WAGNER, H.: Flavonoid-Glykoside. Fortschr. Chem. Org. Naturst. 31: 153–216, 1974.

WOLLENWEBER, E. and V. H. DIETZ: Occurrence and distribution of free flavonoid aglycones in plants. Phytochemistry 20: 869–932, 1981.

Flechtensäuren: Für Lichenes charakteristische Verbindungen verschiedener chemischer Struktur [Depside und Depsidone von Phenolcarbonsäuren (z. B. Orcinderivate), Dibenzofuranverbindungen u. a.]. Auf Grund antibiotischer Wirkungen z. T. arzneilich genutzt.

Furanocumarine: Cumarinderivate mit ankondensiertem Furanring, entweder an C 6 und C 7 (linear; Psoralentyp) oder an C 7 und C 8 (angular; Angelicintyp), z. T. mit mutagenen und photosensibilisierenden Wirkungen (= Psoralene). Vgl. Rutaceae, Apiaceae. Siehe auch → Cumarine.

Lit.: FAHR, E.: Psoralene: Photobiologische und dermatologische Wirkungen. Pharm. Ztg. 127: 163–170, 1982.

SCHIMMER, O.: Die mutagene und cancerogene Potenz von Furocumarinen. Pharmazie i. u. Zeit 10: 18–28, 1981.

Gallotannine: → Gerbstoffe.

Gerbstoffe: Tierische Haut in Leder umwandelnde, «gerbend wirkende» höhermolekulare Polyphenole:

a) Meist Ester von Phenolcarbonsäuren mit verschiedenen Zuckern: «Hydrolysierbare Gerbstoffe».
   1) «Gallotannine» = Gallussäure oder Gallussäuredepside als Säurekomponente.
   2) «Ellaggerbstoffe» (Ellagitannine) = Hexahydroxydiphensäure als Säurekomponente, Zucker z. T. auch glykosidisch gebunden; vgl. auch → Ellagsäure.

b) Kondensationsprodukte aus Catechin- oder Procyanidin-Bausteinen: «Kondensierte Gerbstoffe».

Vielfach lassen sich gerbstoffartige Pflanzeninhaltsstoffe diesen Gruppen nicht eindeutig zuordnen, so z. B. Catechingallate oder die «Gerbstoffe» der Lamiaceae (Kaffeesäurederivate).

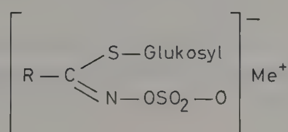
Bei Kormophyten verbreitete Inhaltsstoffe, oftmals in Rinde und Holz bevorzugt abgelagert, vgl. Coniferophytina, Polygonales, Hamamelididae, Rosaceae, ferner auch Geraniales, Sapindales, Ebenales, Ericales, u. a.

Bei den Liliatae weniger, und dann nur als kondensierte Gerbstoffe vorkommend; in manchen Sippen auch praktisch fehlend, z. B. bei Brassicaceae, Papaveraceae.

Lit.: HADDOCK, E. A., R. K. GUPTA, S. M. K. AL-SHAFI, K. LAYDEN, E. HASLAM and D. MAGNOLATO: The metabolism of gallic acid and hexahydroxydiphenic acid in plants: Biogenetic and molecular taxonomic considerations. Phytochemistry 21: 1049–1062, 1982.

MOOG, G.: Gerben und Gerbstoffe. Pharmazie i. u. Zeit 11: 129–137, 1982.

Glukosinolate (= Senfölglukoside): N-haltige Thioglukoside (Glukose bisher als einziger Zucker bekannt) der untenstehenden allgemeinen Formel, deren Aglyka nach Glukosidspaltung (durch die Thioglukosidase Myrosinase) und intramolekularer Umlagerung Senföle bilden. Verbreitet bei Capparales (siehe dort), aber auch bei Tropaeolaceae, Euphorbiaceae u. a. Sippen sporadisch vorkommend.



Lit.: Schütte, H.-R.: Biosynthese von cyanogenen Glykosiden und Senfölglukosiden. Fortschr. Bot. 35: 103–119, 1973.

Glykoretine: Ester von Hydroxyfettsäuren mit Zuckern, die ihrerseits mit flüchtigen Säuren verestert sind. Drastisch laxierend wirkende Harzsubstanzen in den Milchsäften der Convolvulaceae.

Glykoside = Heteroside: Äther der Cyklohalbacetalform von Zuckern (über die besonders reaktionsfähige OH-Gruppe am C 1 bzw. C 2) mit den als Aglyka* bezeichneten Pflanzenstoffen, die phenolische oder alkoholische OH-Gruppen im Molekül enthalten (= «O-Glykoside»). Als Aglyka kommen auch Verbindungen vom Typ R-NH (= «N-Glykoside»), R-SH (= «S-Glykoside») oder R-CH (= «C-Glykoside», Glykosylverbindungen) in Betracht. Die Mehrzahl pflanzlicher Glykoside enthält den Zuckeranteil β-glykosidisch gebunden.

Lit.: Franz, G. and M. Grün: Chemistry, occurrence and biosynthesis of C-glycosyl compounds in plants. Planta med. 47: 131–140, 1983.

Gummen: Meist erst nach Verletzung reichlich gebildete Produkte des pflanzlichen Stoffwechsels, die an der Luft erhärten und vorwiegend aus Polysacchariden (oft mit Uronsäuren im Molekül) bestehen. Vgl. Fabales; auch bei Anacardiaceae, Meliaceae, Rutaceae u. a. Familien häufig.

Guttapercha: Polyterpen mit trans-Verknüpfung der Isoprenbausteine; bei Liliatae bisher nicht nachgewiesen; vgl. Sapotaceae, Celastrales. Siehe auch → Kautschuk.

Harze: Nichtflüchtige, amorphe, lipophile Stoffgemische mit überwiegend Terpen- oder Phenylpropankörperderivaten, oft auch mit Anteilen von Schleimstoffen oder Gummen (= «Gummiharze»), vielfach pathologische Produkte; vgl. Pinaceae, Burseraceae, Styracaceae, Apiaceae.

Heteroside: → Glykoside

Iridoide, Seco-Iridoide (= Iridoidartige Verbindungen): Naturstoffe mit einem Cyclopenta(C)pyran-Ringsystem (= Iridoide) oder davon durch Aufspaltung des Cyclopentanrings – evtl. mit erneutem Ringschluß zu einem sechsgliedrigen Lactonring – ableitbaren Strukturen (= Seco-Iridoide). Näheres vgl. Cornidae S. 236.

Lit.: El-Naggar, L. J. and J. L. Beal: Iridoids. A review, J. Nat. Prod. 43: 649–707, 1980.

Jensen, S. R., B. J. Nielsen and R. Dahlgren: Iridoid compounds, their occurrence and systematic importance in the angiosperms. Bot. Notiser 128: 148–180, 1975.

Kaplan, M. A. C. and O. R. Gottlieb: Iridoids as systematic markers in dicotyledons, Biochem. Syst. Ecol. 10: 329–347, 1982.

Rimpler, H.: Pharmazeutische und biologische Bedeutung von Iridoiden, Dtsch. Apoth. Ztg. 124: 1940–41, 1984.

Isoflavone: Derivate des 3-Phenylchromons; schwach oestrogen wirksame Isoflavonglykoside bei den Fabaceae (Genistein); vgl. auch → Flavonoide.

Lit.: Ingham, J. L.: Naturally occurring isoflavonoids. Progr. Chem. Org. Nat. Prod. 43: 1–266, 1983.

Kautschuk: Polyterpen mit cis-Verknüpfung der Isoprenbausteine. Bei Liliatae praktisch fehlend; für technische Gewinnung wichtig, wenn in größerer Menge im Latex von

---

* Einzahl: Aglykon; andere Bezeichnung auch: Genin.

Milchsäften vorkommend; vgl. Euphorbiaceae, Asteraceae: Cichorioideae. Siehe auch → Guttapercha.

Kohlenhydrate: Polyhydroxyverbindungen, die weitgehend der allgemeinen Summenformel $C_n(H_2O)_n$ entsprechen und als Monosaccharide (Aldosen, Ketosen), Zuckeralkohole oder Oligosaccharide weitverbreitete Substanzen des Primärstoffwechsels sind; auch Bestandteile der → Glykoside, → Schleime und → Gummen. Als polymere Verbindungen («Polysaccharide») wichtige Bau- und Reservestoffe. Als taxonomisches Merkmal von Bedeutung, wenn die Verbreitung spezieller Vertreter dieser Gruppe betrachtet wird (vgl. dazu auch Schaubild S. 261). Die folgende alphabetische Übersicht gibt stichwortartig einige Hinweise:

Aminozucker: KH, die an Stelle einer OH- eine NH_2-Gruppe besitzen; → Chitin; vgl. auch Prokaryota (Murein).

Chitin: Poly-N-acetylglukosamin, vgl. Mycophyta.

Desoxyzucker: KH, bei denen eine oder mehrere OH-Gruppen durch H-Atome ersetzt sind. Häufiger vorkommende 6-Monodesoxyhexosen (= «Methylpentosen») sind z. B. Fucose und Rhamnose. Didesoxyhexosen sind charakteristische Zuckerkomponenten einiger Digitaloidglykoside (und zwar 2,6-Didesoxyhexosen wie z. B. Digitoxose). 3,6-Didesoxyhexosen sind als Bestandteile von Bakterienzellwänden serologische Determinanten.

Dextrane: Polyglukane (1,6-Verknüpfung vorherrschend), vgl. Lactobacillaceae.

Dulcitol: → Zuckeralkohole, vgl. Celastrales.

Fruktose: Ketohexose, verbreitet in Früchten.

Fruktosane: An Stelle von (oder neben) Stärke gespeicherte Polysaccharide.
a) Inulintyp: 1,2-Fruktosane, vgl. Asteridae; b) Phleintyp: 2,6-Fruktosane z. B. bei Poaceae. Endständiges Glied der Fruktosekette meist Glukose; Polymerisationsgrad niedrig (bis 40 Fruktose-Einheiten).

Lit.: Pollard, C. J. and K. S. Amuti: Fructose oligosaccharides: Possible markers of phylogenetic relationships among dicotyledonous families. Biochem. Syst. Ecol. 9: 69–78, 1981.

Galaktose: Häufiger Bestandteil von Schleimen, z. B. der Fabales.

Glykogen: 1,4-Polyglukan, amylopektinähnlicher Reservestoff bei Eubacteriae und Mycophyta.

«Hemizellulosen»: Uneinheitliche, aus Pentosen und Hexosen aufgebaute Bestandteile der pflanzlichen Zellwand-Grundsubstanz. Vgl. auch «Reservezellulosen».

Hexitole: = Zuckeralkohole.

Inulin: → Fruktosane.

Mannose: Häufiger Bestandteil von Schleimen und Hemizellulosen (und «Reservezellulosen»).

Mannitol: Zuckeralkohol, der in größeren Mengen z. B. Phaeophyceae, Mycophyta, Lichenes, Oleaceae, Scrophulariaceae akkumuliert wird.

Methylpentosen: = 6-Desoxyhexosen.

Pektine: Derivate der Pektinsäure (lineares D-α-1,4-Polygalakturonid, z. T. Rhamnosylreste enthaltend), die als Ca- oder Mg-Salze Matrixsubstanz der Mittellamelle und der Primärwände pflanzlicher Zellen sind. Lösliche Pektine (Carboxylgruppen teilweise mit Methanol verestert) häufig im Zellsaft unreifer Früchte; zur technischen Gewinnung vgl. Apiaceae.

Planteose: Trisaccharid (Gal.-Fruct.-Gluk.) mit dem Verbreitungsschwerpunkt → Lamiidae; insbesondere in den Samen von Plantaginaceae und Lamiaceae vorkommend; vgl. dazu Abb. 120.

«Reservezellulose»: Im Gegensatz zu Zellulose enzymatisch leichter angreifbare

«Hemizellulosen», die Zellwänden (des Endosperms oder der Kotyledonen) als Reservestoff angelagert sein können (Hornendosperm). Vgl. Lilianae, Arecales.

Saccharose: Rohrzucker, «Sucrose», (Disaccharid Frukt.-Gluk.); zur technischen Gewinnung vgl. Chenopodiaceae, Aceraceae, Poaceae.

Sedoheptulose: Ketoheptose, als Diphosphat am Calvinzyklus beteiligt; höhere Konzentrationen bei den Crassulaceae (z. B. *Sedum;* Name!).

Sorbitol: Zuckeralkohol, bei Rosaceae gehäuft, sonst nur vereinzelt vorkommend.

Stachyose: Weit verbreitetes Tetrasaccharid (Gal.-Gal.-Gluk.-Frukt.), Akkumulation in den unterirdischen Organen von Lamiaceae, Plantaginaceae.

Stärke: Polyglukan aus 2 Komponenten: Amylose (α-1,4-Verknüpfung der Glukosemoleküle) und Amylopektin (zusätzlich 1,6-Bindungen und somit Verzweigungen im Molekül). Hauptreservepolysaccharid im Pflanzenreich. Form und Größe der Stärkekörner für einzelne Taxa charakteristisch. Von Interesse auch das Fehlen von Stärke, vgl. auch Fruktosane.

Lit.: Czaja, A. Th.: Stärke und Stärkespeicherung bei Gefäßpflanzen. Versuch einer Amylo-Taxonomie, G. Fischer Verl., Stuttgart u. New York, 1978.

Trehalose: Disaccharid (Gluk-Gluk), vgl. Mycophyta.

Uronsäuren: Durch Oxidation der CH_2OH-Gruppe von Zuckern entstandene Säuren; häufig Bestandteile von Schleimen und Gummen.

Polyuronide: vgl. Phaeophyceae (Alginsäure), auch → Pektine.

Zellulose: Wichtigster Zellwandbaustein der höheren Pflanzen; β-1,4-Polyglukan.

Zuckeralkohole: Durch Reduktion der Oxogruppe von Monosacchariden entstandene Polyhydroxyverbindungen (Polyalkohole) wie Mannitol, Sorbitol. Dulcitol u. a.

Lit.: Beck, E.: Carbohydrate metabolism. Progr. Bot. 37: 121–132, 1975.

Lactone: Innere Ester von Hydroxycarbonsäuren; pflanzliche Verbindungen mit Lactongruppierungen im Molekül nicht selten, z. B. → Digitaloide, → Cumarine, manche → Bitterstoffe, → Sesquiterpenlactone u. a.; Lactone kurzkettiger Hydroxycarbonsäuren: Ranunculin; Tuliposide (hautreizende Stoffe in Tulpen).

Lauchöle: Mono-, Di- und Polysulfide enthaltende flüchtige Stoffgemische, in Alliaceae, z. T. auch bei Brassicaceae.

Lektine (Phythämagglutinine z. T.): Pflanzliche (Glyko-)Proteine mit spezifischer Bindungsfähigkeit gegenüber KH-Gruppen von Glykolipiden und Glykoproteinen, insbesondere als Bestandteilen von Zelloberflächen; vermögen tierische Zellen – Erythrozyten, Lymphozyten u. a. – zu agglutinieren und sind z. T. toxisch; vgl. Fabaceae, Euphorbiaceae, auch → «Toxalbumine».

Lit.: Bøg-Hansen, T. C. and G. A. Spengler (eds.): Lectins: biology, biochemistry, clinical biochemistry. Verl. Walter de Gruyter, Berlin, New York, Bd. 1–3, 1981–1983.

Kauss, H.: Plant lectins. Progr. Bot. 38: 58–70, 1976.

Liener, J. E.: Phytohemagglutinins (Phytolectins). Ann. Rev. Pl. Physiol. 27: 291–319, 1976.

Rüdiger, H.: Phythemagglutinins. Planta med. 46: 3–9, 1982.

Leukocyane: Glykoside der → Leukocyanidine.

Leukocyanidine: Farblose Flavan-3,4-diolverbindungen, die nach Säureeinwirkung partiell in die gefärbten Anthocyanidine übergehen. Relativ kleine Gruppe monomerer Verbindungen im Gegensatz zu den verbreitet vorkommenden → Procyanidinen; vgl. auch → Flavonoide.

Lignane: Verbindungen, die durch Verknüpfung zweier Phenylpropankörper (häufig

über die β-Atome der Seitenkette) entstehen. Vgl. Cupressaceae, Piperaceae, Berberidaceae, Zygophyllaceae, Asteraceae.

Lit.: MAC RAE, W. D. and G. H. N. TOWERS: Biological activities of lignans. Phytochemistry 23: 1207–1220, 1984.

Lignin: Inkrustierungssubstanz von Zellulosewänden der Kormophyten, bei Prokaryota, Phycophyta, Mycophyta und Bryophyta fehlend. Aus Phenylpropankörpereinheiten durch «dehydrierende Polymerisation» aufgebaut. Über phylogenetisch deutbare Unterschiede in der Zusammensetzung vgl. S. 89.

Makrolide: Aus Acetat- oder Propionat-Einheiten aufgebaute, vielgliedrige Lactonringe, z. T. in glykosidischer Bindung, vgl. Antibiotika der Actinomycetales.

Lit.: KELLER-SCHIERLEIN, W.: Chemie der Makrolid-Antibiotika. Fortschr. Chem. Org. Naturst. 30: 313–460, 1973.

Methylxanthine: Di- und Trimethylderivate des Xanthins (des 2,6-Dihydroxypurins): Theobromin, Theophyllin, Coffein (Formeln vgl. S. 219). Akkumulation größerer Mengen in einzelnen Species der Aquifoliaceae, Sapindaceae, Theaceae, Sterculiaceae, Rubiaceae. Genußmittel (Kaffee, Tee, Cola); pflanzliche Rohdrogen nur noch in geringem Umfange als Arzneimittel genutzt.

Naphthochinone: Derivate des Naphthalins, und zwar als 1,4-Naphthochinone vorkommend. Phyllochinon (Vitamin K_1) ubiquitär in grünen Pflanzen; sonst nur vereinzelt – und z. T. mit unterschiedlichem Biogeneseweg – bei Plumbaginaceae, Juglandaceae, Droseraceae, Lythraceae.

Öle, ätherische: → Ätherische Öle.

Öle, fette: Flüssige → Fette mit überwiegendem Anteil von Glyceriden ungesättigter Fettsäuren.

Pektine: → Kohlenhydrate

Phenole: Verbindungen mit einer oder mehreren OH-Gruppen an einem aromatischen Ringsystem; häufig in glykosidischer Bindung in Pflanzen verbreitet, z. B. bei Ericaceae, Salicaceae. Biosynthese vielfach über den «Shikimisäureweg» (vgl. → Phenylpropankörper): Zimtsäuren → Phenolcarbonsäuren → einfache Phenole; Bildung auch über Acetat/Malonat-Weg möglich.

Phenylpropankörper: Über den «Shikimisäureweg» gebildete, vielfach phenolische Verbindungen mit der Grundstruktur (Benzolring)–C–C–C, die vielfältig sekundär abgewandelt werden kann; vgl. auch → Phenole.

Lit.: SCHÜTTE, H.-R.: Special topics of the phenylpropanoid metabolism, in: Progr. Botany 40: 126–149, 1978, and 41: 93–107, 1979.

Phloroglucide: Derivate des Phloroglucins mit taenifuger Wirkung, vgl. Polypodiaceae (*Dryopteris*), Rosaceae (*Hagenia*); Euphorbiaceae (*Mallotus*).

Phthalide: Lactone der o-Hydroxy-methylbenzoesäure, vgl. Apiaceae.

Phycobiliproteide: Akzessorische Assimilationspigmente bei Cyanobakterien und Rhodophyta mit Phycobilinen (Tetrapyrrolverbindungen) als chromophorer Gruppe. Strukturverwandt mit diesen Algenpigmenten ist auch das in Pflanzen weitverbreitete Phytochrom; vgl. auch S. 59.

Lit.: RÜDIGER, W.: Plant biliproteines, in: CZYGAN, F.-C. (ed.) Pigments in plants. G. Fischer-Verl., Stuttgart, New York, 314–351, 1980.

Phythämagglutinine → Lektine

Phytoalexine: Von Pflanzen nach Infektionen mit Mikroorganismen gebildete, unspezifische Abwehrstoffe (Phenole, Isoflavone und andere Strukturen), vgl. Fabaceae.

Lit.: Bailey, J. A. and J. W. Mansfield (eds.): Phytoalexins. Wiley and Sons, New York, 1982.

Gross, D.: Phytoalexine und verwandte Pflanzenstoffe. Fortschr. Chem. Org. Naturst. 34: 187–248, 1977.

Grisebach, H. und J. Ebel: Phytoalexine, chemische Abwehrstoffe höherer Pflanzen. Angew. Chemie 90: 668–681, 1980.

Phytecdysone: C 27-Steroide mit der Wirkung von Insektenhäutungshormonen, die in verschiedenen Familien in größeren Mengen gefunden worden sind, vgl. Polypodiales, Verbenaceae.

Lit.: Rees, H. H.: Ecdysones, in: Goodwin (ed.): Aspects of terpenoid chemistry and biochemistry. Academic Press, London, New York, 1971.

Schütte, H. R.: Aspects of steroid biosynthesis in plants. Progr. Bot. 37: 141, 1975.

Polyacetylene: → Polyine

Polyine: Vorwiegend aliphatische Verbindungen mit einer oder mehreren C≡C-Bindungen, meist flüchtig und leicht zersetzlich, z. T. mit starken physiologischen Wirkungen. In geringen Mengen verbreitet vorkommend, auffällige Akkumulation bei Basidiomycetes, Araliales und Asteraceae. Polyinfettsäuren: Santalales.

Lit.: Ferreira, Z. S. and O. R. Gottlieb: Polyacetylenes as systematic markers in dicotyledons. Biochem. Syst. Ecol. 10: 155–160, 1982.

Polyketide: Aus Acetat- (oder Propionat-)Einheiten aufgebaute Verbindungen (Poly-β-Ketosäuren als Intermediäre), vgl. z. B. →Anthrachinone (z. T.), →Phloroglucide, →Phenole. Bei gemischten Polyketiden ist ein Teil des Moleküls auf anderen Biogenesewegen entstanden; vgl. auch →Flavonoide.

Polysaccharide: → Kohlenhydrate

Procyanidine: Durch C-C-Bindungen verknüpfte, di- oder oligomere Flavan-3-olverbindungen, die wie die →Leukocyanidine durch Säureeinwirkung in gefärbte Anthocyanidinverbindungen übergehen können; vgl. →Rosaceae (*Crataegus*); auch →Gerbstoffe.

Protoalkaloide: → Alkaloide

Pseudoindikane = iridoidartige Verbindungen

Psoralene: → Furanocumarine

Purinkörper: → Methylxanthine

Pyranocumarine: → Cumarinverbindungen mit einem in Position 5,6-, 6,7- oder 7,8-ankondensierten Pyranring, vgl. Rutaceae, Apiaceae (*Ammi visnaga*). Siehe auch →Cumarine.

Rotenoide: Bisher nur bei einigen Fabaceae gefundene, als Fischgifte und Insekticide wirksame Verbindungen, biogenetisch Isoflavonoidderivate.

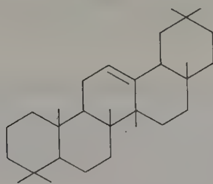
Salicylsäurederivate: Meist als Glykoside vorkommende Verbindungen, früher arzneilich von Bedeutung. Vgl. Ericales, Salicales.

Saponine: Glykoside mit Terpenoid-Aglyka, deren wäßrige Lösungen sich durch Schaumbildungsvermögen auszeichnen und die (gilt fast ausnahmslos für Monodesmoside) hämolytische Wirkungen besitzen.

a) Steroidsaponine: Verbindungen mit Furostanol- oder Spirostanolstruktur; bei Liliatae verbreitet vorkommend, bei Magnoliatae nur vereinzelt.

b) Triterpensaponine: überwiegend Derivate des Oleanans bzw. des Δ 12-Oleanens.

Bei Magnoliatae verbreitet; auffällige Akkumulation bei manchen Familien, vgl. Caryophyllaceae, Hippocastanaceae, Polygalaceae, Sapotaceae, Primulaceae u. a.



Δ 12-Oleanen

Nach der Zahl der oft verzweigten und auch Uronsäuren enthaltenden Zuckerketten unterscheiden wir Monodesmoside mit einer Kette (meist an der OH-Gruppe des C3) und Bisdesmoside mit zwei Zuckerketten, die durch Abspaltung einer Kette häufig leicht in Monodesmoside übergehen können.

Lit.: Hiller, K. und C. Adler: Neue Ergebnisse über Triterpensaponine. Pharmazie 37: 619–634, 1982.

Hiller, K. und G. Voigt: Neue Ergebnisse in der Erforschung der Triterpensaponine. Pharmazie 32: 365–393, 1977.

Mahato, S. B., A. N. Ganguly and N. P. Sahu: Steroid saponins. Phytochemistry 21: 959–978, 1982.

Tschesche, R. und G. Wulff: Chemie und Biologie der Saponine. Fortschr. Chem. Org. Naturst. 30: 461–606, 1973.

Schleime: Polysaccharide, die in wäßrigem Milieu quellen oder visköse, kolloidale Lösungen ergeben. Verbreitete Pflanzenstoffe, für manche Sippen ein auffälliges Merkmal; vgl. z. B. Malvales; oftmals in bestimmten Pflanzenorganen angereichert: In unterirdischen Reserveorganen (Lilianae, Orchidales), im Endosperm (viele Fabaceae) oder in Samenschalenepidermen (*Linum*, Brassicaceae, Plantaginaceae). Vgl. auch *Leuconostoc* (Dextrane), Rhodophyta, Phaeophyceae.

Seco-Iridoide: → Iridoide

Senföle: Durch Zerfall von → Glukosinolaten entstehende, meist scharf riechende Ester der Isothiocyansäure (allgemeine Formel: R – N = C = S). Stoffe mit hautreizenden und z. T. antibakteriellen Wirkungen, vgl. Capparales, Tropaeolaceae.

Senfölglukoside → Glukosinolate

Sesquiterpenlactone: Umfangreiche Stoffgruppe der → Terpene mit verschiedenartigsten biologischen Wirkungen (Bitterstoffe, Proazulene, Allergene u. a.); → Asteraceae; → Bryophyta.

Lit.: Fischer, N. H., E. J. Olivier and H. D. Fischer: The biogenesis and chemistry of sesquiterpene lactones. Progr. Chem. Org. Nat. Prod. 38: 47–390, 1980.

Rodriguez, E., G. H. N. Towers and J. C. Mitchell: Biological activities of sesquiterpene lactones. Phytochemistry 15: 1573–1580, 1976.

Seaman, F. C.: Sesquiterpene lactones as taxonomic characters in the Asteraceae. Bot. Rev. 48. Public. Office, the New York Bot. Garden, 1982.

Sporopollenine: Außerordentlich schwer verwesbare, suberinartige (oder terpenoide) Wandstoffe mit hohem Polymerisationsgrad bei Sporen von Landpflanzen, insbesondere Pollenkörnern.

Lit.: Brooks, J., P. R. Grant, M. D. Muir, P. van Gijzel and G. Shaw (eds.): Sporopollenin. 718 S. Academic Press, London and New York, 1971.

Sterole (Sterine): Steranabkömmlinge mit einer sekundären OH-Gruppe am C3 und einer aliphatischen Seitenkette am C 17. Im «Unverseifbaren» von Fetten weitverbreitet.

Steroide: Verbindungen, die sich formal vom Steran (Cyclopentano-perhydrophenanthren) ableiten; biogenetisch gesehen tetrazyklische Triterpene. Vgl. → Digitaloide, → Saponine, → Sterole.

Lit.: Heftman, E.: Functions of steroids in plants. Phytochemistry 14: 891–901, 1975.

Terpenoids and steroids. Periodical (annual) Reports. The Chem. Society, London.

Schütte, H.-R.: Aspects of steroid biosynthesis in plants. Progr. Bot. 37: 133–154, 1975.

Stilbene: Diphenyläthylenverbindungen mit östrogener Wirkung; biogenetisch mit Flavonoiden verwandt. Vgl. Pinaceae, Polygonales.

Suberin: Hochpolymeres Gemisch gesättigter und ungesättigter, miteinander veresterter (z. T. auch durch Peroxidbrücken verbundener) Fett- und Hydroxyfettsäuren; Anteil ungesättigter Fettsäuren höher, Polymerisationsgrad wahrscheinlich geringer als beim → Cutin.

Terpene: Aus «aktivem Isopren» aufgebaute Verbindungen, je nach der Zahl der C 5-Einheiten als Hemi-(C 5), Mono-(C 10), Sesqui-(C 15), Di-(C 20), Sester-(C 25), Tri-(C 30), Tetra-(C 40) oder Polyterpene bezeichnet. Terpene stellen aliphatische (azyklische) oder in verschiedener Weise aus ein- oder mehrgliedrigen Ringsystemen bestehende Verbindungen (mono- bis pentazyklisches Skelett) mit sehr unterschiedlichen chemischen Eigenschaften dar; vgl. auch → Sesquiterpenlactone.

Lit.: Naylor, S., F. J. Hanke, L. V. Manes and P. Crews: Chemical and biological aspects of marine monoterpenes. Progr. Chem. Org. Nat. Prod. 44: 189–241, 1983.

Schütte, H. R.: Monoterpenes. Progr. Bot. 38: 129–147, 1976.

Terpenoids and steroids. Periodical(annual) Reports. The Chemic. Society, London.

Terpentine: Balsame verschiedener Pinaceen.

Toxalbumine: Frühere Bezeichnung für Proteine mit starken physiologischen Wirkungen (z. B. Hämagglutination), vgl. Fabaceae, Euphorbiaceae, ferner auch → Lektine.

Tropolone: Verbindungen, die den Tropolonring (Cycloheptatrienolon) enthalten, vgl. Cupressaceae und Colchicaceae (Colchicin).

Valepotriate (= **Valeriana-Epoxy-Triester**): In Valerianaceen nachgewiesene iridoidartige Verbindungen; Ester von Polyhydroxyepoxy-cyclopentapyranen (Grundgerüst: Iridan).

Vitamine: Essentielle Wirkstoffe, die dem menschlichen Organismus in kleinen Mengen mit der Nahrung zugeführt werden müssen; vielfach Bestandteil von Coenzymen. In Pflanzen auch in Form von Vorstufen («Provitamine») verbreitet, die im menschlichen Stoffwechsel in die eigentlichen Vitamine umgewandelt werden können.

Vitamin A: Im Pflanzenreich nur als Provitamin, vgl. → Carotine.

Vitamin B-Komplex: Vgl. Mycophyta (*Saccharomyces*).

Vitamin C: Weitverbreitet; oxidationsempfindlich, daher in getrocknetem Pflanzenmaterial meist nur noch in geringen Mengen, vgl. Elaeagnaceae.

Vitamine D: Nur Vorstufen, die unter bestimmten Bedingungen (UV-Bestrahlung) in D-Vitamine überführt werden können, vgl. Mycophyta (Ergosterin).

Vitamine E: Weitverbreitet, oft in fetten Ölen angereichert, z. B. im «Weizenkeimöl».
«Vitamin F»: Essentielle (ungesättigte) Fettsäuren, in verschiedenen pflanzlichen Ölen vorkommend.
Vitamine K: Als Phyllochinon, vergesellschaftet mit Chlorophyll in Chloroplasten, weitverbreitet. Vgl. auch → Naphthochinone.

Wachse: Gemische von Estern höherer einwertiger Alkohole mit höheren Fettsäuren; natürliche (pflanzliche oder tierische) Wachse stets neben den eigentlichen «Wachsestern» auch die nicht veresterten Komponenten, Kohlenwasserstoffe und andere lipophile Verbindungen enthaltend; weit verbreitet, vor allem auch als epidermale Ausscheidungen. Technische Gewinnung: Arecales (Karnaubawachs); Buxaceae (Jojoba-Öl).

Xanthone: Gelbgefärbte Dibenzo-γ-pyronderivate, als C- oder O-Glykoside vorkommend; biogenetisch Polyketide mit Phenolcarbonsäuren als Startermolekülen. Weitverbreitet: das C-Glykosid Mangiferin; vgl. auch → Gentianaceae (*Gentiana;* Gentisin u. a.).

Lit.: Hostettmann, K. and H. Wagner: Xanthone glycosides. Phytochemistry 16: 821–829, 1977.

Rezende, C. M. A. and O. R. Gottlieb: Xanthones as systematic markers. Biochem. Syst. 1: 111–118, 1973.

Richardson, P. M.: The taxonomic significance of xanthones in ferns. Biochem. Syst. Ecol. 12: 1–6, 1984.

Xanthophylle: Sauerstoffhaltige Tetraterpene (vgl. auch → Carotine), lipophile Begleitpigmente des Chlorphylls; gelbe und rote Blüten- und Fruchtpigmente.

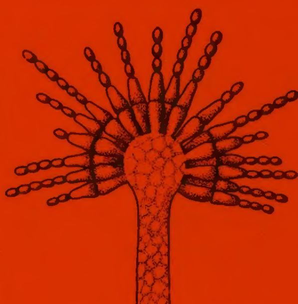
«Zuckeralkohole» → Kohlenhydrate.

Register

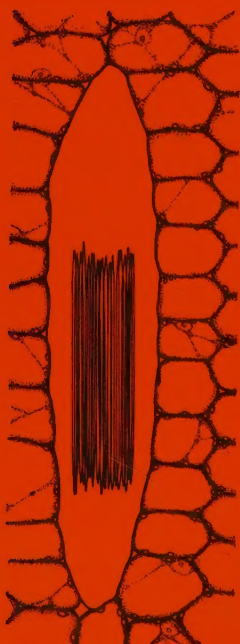
Die mit einem Sternchen (*) versehenen Ziffern verweisen auf eine Abbildung/Formel

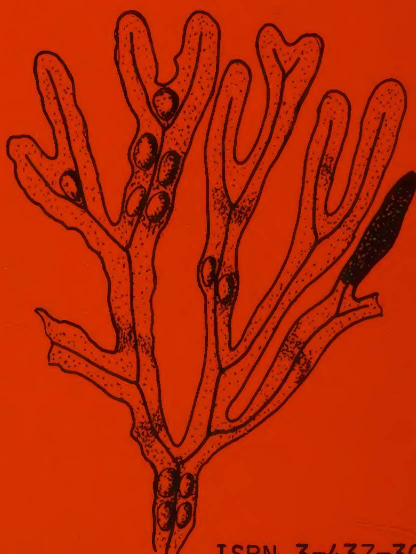
In einem Überblick über das System der Pflanzen erläutern die Autoren in diesem bewährten Lehrbuch systematische Zusammenhänge unter Betonung chemischer Merkmale, informieren über Arznei-, Gewürz- und Nutzpflanzen, über die Verteilung chemischer Verbindungen im Pflanzenreich und geben in Bauplänen Auskunft über die morphologischen Merkmale der wichtigsten Ordnungen. Bei der grundsätzlichen Beibehaltung dieses Konzepts ist in der 3. Auflage den chemischen Merkmalen noch mehr Gewicht zugemessen worden als bisher; dies gilt sowohl für ihren Wert als systematischer »Marker« als auch für ihre Bedeutung als Inhaltsstoffe therapeutisch interessanter Arzneidrogen. Damit ist diejenige Komponente weiter verstärkt worden, die den besonderen Charakter dieses Buches ausmacht.











ISBN 3-437-30473-9